



POR MI RAZA  
HABLARE  
EL ESPIRITU

UNIVERSIDAD NACIONAL  
AUTONOMA DE MEXICO

FACULTAD DE ESTUDIOS SUPERIORES  
ZARAGOZA

EFECTO DE FOSFORO MINERAL SOBRE ACTIVIDAD  
FOSFATASICA RADICAL E INFECCION MICORRIZICA  
DE TRIGO (*Triticum aestivum*) Y TRITICALE  
(X *Triticosecale* Wittmack)



BIBLIOTECA  
INSTITUTO DE ECOLOGIA  
UNAM

**TESIS**

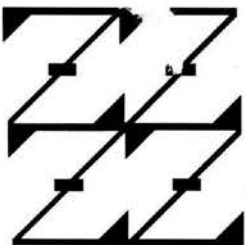
QUE PARA OBTENER EL TITULO DE

**BIOLOGO**

PRESENTAN

EDUARDO MOLINA GAYOSSO  
ISSA PORTILLA CRUZ

DIRECTOR DE TESIS: M. EN C. GERARDO CRUZ FLORES  
ASESOR EXTERNO: DR. GÜNTHER MANSKE



LO HUMANO  
EJE DE NUESTRA  
REFLEXION

MEXICO, D.F.

1997

TESIS CON  
FALLA DE ORIGEN



Universidad Nacional  
Autónoma de México

Dirección General de Bibliotecas de la UNAM

**Biblioteca Central**



**UNAM – Dirección General de Bibliotecas**  
**Tesis Digitales**  
**Restricciones de uso**

**DERECHOS RESERVADOS ©**  
**PROHIBIDA SU REPRODUCCIÓN TOTAL O PARCIAL**

Todo el material contenido en esta tesis esta protegido por la Ley Federal del Derecho de Autor (LFDA) de los Estados Unidos Mexicanos (México).

El uso de imágenes, fragmentos de videos, y demás material que sea objeto de protección de los derechos de autor, será exclusivamente para fines educativos e informativos y deberá citar la fuente donde la obtuvo mencionando el autor o autores. Cualquier uso distinto como el lucro, reproducción, edición o modificación, será perseguido y sancionado por el respectivo titular de los Derechos de Autor.

ESTA TESIS NO DEBE  
SALIR DE LA BIBLIOTECA

## **AGRADECIMIENTOS**

Con respeto y agradecimiento a la Facultad de Estudios Superiores Zaragoza y en especial a la Academia de Edafología.

Al Programa de Fisiología de Trigo del Centro Internacional de Mejoramiento de Maíz y Trigo (CIMMYT) por su apoyo en la realización de este trabajo.

Al personal del laboratorio de Nutrición Vegetal y Suelos del CIMMYT.

Con especial admiración al M. en C. Gerardo Cruz Flores así como al Dr. Günther Manske por el apoyo brindado en la dirección de este trabajo, pero sobre todo, por su gran amistad.

Al Dr. Iván Ortiz Monasterio por sus valiosos comentarios.

A Isabel Peña del Programa de Trigo del CIMMYT por su apoyo y amistad incondicional.

Al M. en C. Miguel Castillo González por enseñarme y hacerme comprender que sí hay futuro.

A Claudia Ahumada Ballesteros por el gran apoyo brindado durante todo este tiempo.

A la familia Reyes López y en especial a nuestro amigo Evaristo por su invaluable ayuda y amistad incondicional.

## **DEDICATORIA**

Con gran cariño y admiración a la persona que me ha dado toda su confianza, comprensión y apoyo a todo lo largo de mi vida... gracias Tía Irene.

A mi hermano Adair, por su amistad y que este sea un aliciente para seguir adelante.

A mi compañero de Tesis por su gran ayuda y entusiasmo en momentos difíciles.

Issa P.C.

## DEDICATORIA

A mi gran amiga, a mi compañera, al gran motor que mueve mi vida... a mi mamá.

Gracias “Goya” por ser como eres, por estar siempre a mi lado, por creer en mí, por todo...te quiero.

A mi musa, a mi niña... a mi hija Karen.

Aunque ya no estás conmigo, sé que compartimos este pequeño logro... ya que formas parte de él. A Zenaido Silva... siempre te recordaré.

A mi Abuelo, Celerino Gayosso Trejo. Por enseñarme en sus últimos días la esencia y alegría de la vida que para todos, es la misma.

Y a todas “aquellas” personas que de una u otra forma contribuyeron a que yo haya sido lo que fui y lo que nunca fui, lo que soy y lo que nunca seré.

A la gran aventura que es el vivir...

Eduardo M.G.

## CONTENIDO

	PAG
INDICE DE CUADROS	iii
INDICE DE FIGURAS	v
RESUMEN	vi
1. INTRODUCCION.	1
2. MARCO TEORICO.	3
2.1 FOSFORO DEL SUELO.	3
2.2 RELACION SUELO-FOSFORO-PLANTA.	5
2.3 ADAPTABILIDAD.	8
2.4 INCREMENTO DEL AREA RADICULAR.	9
2.5 SOLUBILIZACION DE FOSFORO INORGANICO POR CAMBIOS DE pH O LIBERACION DE AGENTES QUELATANTES.	9
2.6 ASOCIACION CON HONGOS MICORRIZICOS.	11
2.6.1 DEFINICION DE MICORRIZA.	11
2.6.2 TAXONOMIA Y DISTRIBUCION.	12
2.6.3 FUNCION DE LA MICORRIZA.	15
2.6.4 RELACION FOSFORO-MICORRIZA-PLANTA.	18
2.6.5 ABSORCION DE OTROS ELEMENTOS.	20
2.6.6 INTERACCION CON OTROS MICROORGANISMOS.	21
2.6.7 FERTILIZACION FOSFATADA Y HONGOS MICORRIZICOS V-A.	22
2.6.8 LAS MICORRIZAS V-A Y LOS SISTEMAS AGRICOLAS SUSTENTABLES.	23
2.6.9 HONGOS MVA EN RAICES DE TRIGO.	23
2.7 LIBERACION DE ENZIMAS FOSFATASAS.	24
2.8 TRITICALE.	28
2.9 TRIGO.	29
3. OBJETIVOS.	31
3.1 OBJETIVO GENERAL.	31
3.2 OBJETIVOS PARTICULARES.	31
4. HIPOTESIS.	32
5. MATERIAL Y METODOS.	33
5.1 ACTIVIDAD FOSFATASICA	35
5.2 DETERMINACION DE LA INFECCION MICORRIZICA.	35
5.3 VARIABLES.	36

6. RESULTADOS Y DISCUSION.	39
6.1 PESO SECO DE PARTE AEREA (PTS).	39
6.2 CONCENTRACION DE FOSFORO EN PARTE AEREA (CONCP).	44
6.3 ACUMULACION DE FOSFORO EN PARTE AEREA (ACUMP).	45
6.4 EFICIENCIA EN OBTENCION Y UTILIZACION DE FOSFORO.	48
EFICIENCIA EN OBTENCION DE FOSFORO (E).	48
EFICIENCIA EN UTILIZACION DE FOSFORO (IE).	51
6.5 LONGITUD RADICULAR (LR).	53
6.6 PORCENTAJE DE INFECCION MICORRIZICA V-A Y LONGITUD RADICULAR INFECTADA.	56
PORCENTAJE DE INFECCION MICORRIZICA (PI).	57
LONGITUD RADICULAR INFECTADA (LRI).	59
6.7 ACTIVIDAD FOSFATASICA RADICULAR (AF).	62
6.8 RADIO RADICULAR (RR).	67
7. CONCLUSIONES.	69
8. RECOMENDACIONES.	71
9. BIBLIOGRAFIA.	72
APENDICE.	82



## INDICE DE CUADROS

	Pág.
<b>CUADRO 1.</b> Fósforo lábil y no lábil en el suelo.	5
<b>CUADRO 2.</b> Tipos de micorriza.	12
<b>CUADRO 3.</b> Clasificación taxonómica de los hongos formadores de micorriza vesículo-arbuscular.	14
<b>CUADRO 4.</b> Clasificación taxonómica del triticale.	28
<b>CUADRO 5.</b> Clasificación taxonómica del trigo.	30
<b>CUADRO 6.</b> Propiedades químicas del suelo en estudio.	38
<b>CUADRO 7.</b> Peso seco de parte aérea en condición de suelo, dosis de fósforo y especie.	40
<b>CUADRO 8.</b> Peso seco de parte aérea en trigo y triticale en las dos condiciones de suelo.	40
<b>CUADRO 9.</b> Peso seco de parte aérea en trigo y triticale en diferente condición de suelo y dosis de fósforo.	42
<b>CUADRO 10.</b> Peso seco de parte aérea en genotipos de trigo y triticale en diferente condición de suelo y dosis de fósforo.	43
<b>CUADRO 11.</b> Concentración de fósforo en parte aérea en condición de suelo, dosis de fósforo y especie.	44
<b>CUADRO 12.</b> Acumulación de fósforo en parte aérea en condición de suelo, dosis de fósforo y especie.	46
<b>CUADRO 13.</b> Acumulación de fósforo en parte aérea en trigo y triticale en las dos condiciones de suelo.	46
<b>CUADRO 14.</b> Acumulación de fósforo en parte aérea en genotipos de trigo y triticale en las dos condiciones de suelo.	48
<b>CUADRO 15.</b> Eficiencia en obtención de fósforo en condición de suelo, dosis de fósforo y especie.	49
<b>CUADRO 16.</b> Eficiencia en obtención de fósforo en diferente dosis de fósforo y condición de suelo.	49
<b>CUADRO 17.</b> Eficiencia en obtención de fósforo en trigo y triticale en diferente condición de suelo y dosis de fósforo.	50
<b>CUADRO 18.</b> Eficiencia en obtención de fósforo en genotipos de trigo y triticale en diferente condición de suelo.	50
<b>CUADRO 19.</b> Eficiencia en utilización de fósforo en condición de suelo, dosis de fósforo y especie.	51

<b>CUADRO 20.</b>	Eficiencia en utilización de fósforo en trigo y triticale en diferente condición de suelo y dosis de fósforo.	52
<b>CUADRO 21.</b>	Eficiencia en utilización de fósforo en genotipos de trigo y triticale en diferente condición de suelo.	53
<b>CUADRO 22.</b>	Longitud radicular en condición de suelo, dosis de fósforo y especie.	54
<b>CUADRO 23.</b>	Longitud radicular en genotipos de trigo y triticale en las dos condiciones de suelo.	56
<b>CUADRO 24.</b>	Porcentaje de infección micorrízica en condición de suelo, dosis de fósforo y especie.	57
<b>CUADRO 25.</b>	Porcentaje de infección micorrízica de trigo y triticale en diferente dosis de fósforo.	58
<b>CUADRO 26.</b>	Porcentaje de infección micorrízica en genotipos de trigo y triticale en suelo natural.	58
<b>CUADRO 27.</b>	Longitud radicular infectada en condición de suelo, dosis de fósforo y especie.	59
<b>CUADRO 28.</b>	Longitud radicular infectada de trigo y triticale en diferente condición de suelo.	60
<b>CUADRO 29.</b>	Longitud radicular infectada en diferentes dosis de fósforo y condición de suelo.	61
<b>CUADRO 30.</b>	Longitud radicular infectada en genotipos de trigo y triticale en suelo +MVA y diferente dosis de fósforo.	62
<b>CUADRO 31.</b>	Actividad fosfatásica radicular en condición de suelo, dosis de fósforo y especie.	63
<b>CUADRO 32.</b>	Actividad fosfatásica radicular de trigo y triticale en diferente condición de suelo.	63
<b>CUADRO 33.</b>	Actividad fosfatásica radicular de trigo y triticale en diferente dosis de fósforo.	66
<b>CUADRO 34.</b>	Actividad fosfatásica radicular en genotipos de trigo y triticale en las dos condiciones de suelo.	66
<b>CUADRO 35.</b>	Radio radicular en condición de suelo, dosis de fósforo y especie.	67
<b>CUADRO 36.</b>	Radio radicular en trigo y triticale en diferente condición de suelo y dosis de fósforo.	68

## INDICE DE FIGURAS

	Pág.
<b>FIGURA 1.</b> Sistema dinámico del fósforo en el suelo.	4
<b>FIGURA 2.</b> Representación esquemática de la micorriza vesículo-arbuscular.	13
<b>FIGURA 3.</b> Transferencia de fósforo inorgánico desde el arbusculo hongal a la célula radicular del hospedero.	19
<b>FIGURA 4.</b> Efecto del fósforo sobre PTS e incremento relativo en las dos condiciones de suelo.	41
<b>FIGURA 5.</b> Efecto del fósforo en ACUMP e incremento relativo de trigo y triticale en las dos condiciones de suelo.	47
<b>FIGURA 6.</b> Efecto del fósforo en LR e incremento relativo de trigo y triticale en las dos condiciones de suelo.	55
<b>FIGURA 7.</b> Efecto del fósforo en LRI e incremento relativo de trigo y triticale en las dos condiciones de suelo.	61
<b>FIGURA 8.</b> Efecto del fósforo en AF e incremento relativo en las dos condiciones de suelo.	64
<b>FIGURA 9.</b> Efecto del fósforo en AF e incremento relativo de trigo y triticale en las dos condiciones de suelo.	65

## RESUMEN

La disponibilidad de fósforo en Andisoles es una limitante para la producción de cereales como el trigo y el triticale. El objetivo del presente trabajo fue evaluar el nivel de la actividad fosfatásica e infección endomicorrízica arbuscular y su influencia en la absorción de fósforo en trigo y triticale.

Se midieron parámetros morfofisiológicos de la raíz ante distintas dosis de fósforo usando suelo del tipo Andisol en invernadero. Se evaluaron cuatro genotipos de triticale y cuatro de trigo bajo dos tratamientos de suelo, con tratamiento (-MVA, tratado con calor) y sin tratamiento (+MVA), con los niveles 0, 40, y 80 KgP/ha ( $P_2O_5$ ) y 150 KgN/ha (Urea). Se cosechó en antesis y en un diseño completamente al azar, se evaluó, peso seco (PTS), concentración (CONCP) y acumulación (ACUMP) de fósforo en biomasa aérea; en las raíces se analizó actividad fosfatásica (AF), porcentaje de infección endomicorrízica (PI), longitud (LR) y radio (RR). Así como también índice de eficiencia en obtención (E) y uso (IE) de fósforo. Se realizó el análisis de varianza, pruebas de comparación de medias (Tukey) y correlaciones múltiples para detectar los genotipos sensibles y eficientes a la deficiencia de fósforo, así como los posibles mecanismos involucrados ante estrés por su deficiencia.

Los resultados indican que los trigos que crecieron en suelo con tratamiento tuvieron una menor ACUMP y PTS para esta condición de suelo.

Ante deficiencia de fósforo la longitud radical de trigo es ligeramente mayor que triticale en suelo semiestéril, no así en suelo natural.

La variable LR tuvo una correlación del 75% con la variable ACUMP.

Los triticales tienen siempre los mayores valores en LRI y PI.

La AF radical fue mayor en el suelo con tratamiento (-MVA), ante la carencia de fósforo los genotipos de trigo presentan mayor actividad fosfatásica que el triticales.

En los genotipos de triticales se observan los mayores índices de eficiencia en obtención y uso de fósforo.

Por lo anterior se concluye que, de entre varios mecanismos, el grado de infección por micorrizas arbusculares tiene un efecto importante en la absorción de fósforo por la planta y en su ausencia otros son activados, tal es el caso de la secreción de fosfatasa ácida radical, aunque la micorrización provee a la planta de mayores beneficios.

## 1. INTRODUCCION.

Las plantas constituyen 93% de la dieta humana. De esta cifra el 73% corresponde a los cereales, entre ellos, el trigo es el más importante por ser el más antiguo y el más cultivado con 240 millones de hectáreas en el mundo (superficie mayor que la que ocupa cualquier otro cultivo).

En el país el trigo alcanzó una producción de 5 000 000 de toneladas en 1992; lo que coloca a México en el tercer lugar de producción mundial (Ruiz, 1994; SARH, 1992).

Este cereal es importante para la dieta humana ya que contribuye con mayor cantidad de calorías y proteínas que otros cultivos no menos importantes como maíz y frijol.

La búsqueda de cultivos de alto rendimiento, resistentes a plagas y a enfermedades ha desembocado en el primer cereal "creado" por el hombre: el Triticale.

El Triticale (*X Triticosecale Wittmack*) es resultado de la cruce intergenérica entre trigo (*Triticum* sp., progenitor femenino) y centeno (*Secale* sp., progenitor masculino). La principal ventaja de este cereal frente a sus progenitores es su mayor resistencia a plagas y enfermedades, y altos rendimientos en condiciones de temporal, no así bajo riego en donde el trigo es más rendidor. Otra ventaja la ofrece su mejor adaptación a regiones de condiciones marginales de temperatura, humedad y a condiciones edáficas de baja fertilidad (Quiñones, 1973; Cruz, 1994), donde ha demostrado mayor eficiencia en absorción y uso de fósforo

El problema de la disponibilidad de fósforo para las plantas está relacionado con valores extremos en pH, en suelos de pH ácido sólo del 8 al 10% de la fertilización fosfatada es utilizada y el resto se inmoviliza rápidamente (Etchevers, 1985; Nuñez, 1985). Entre los principales suelos de reacción ácida se tienen los andisoles que cubren el 9% del territorio nacional (Ortiz, 1990).

El concepto general de adaptación de las plantas al estrés nutrimental puede ser llevado a cabo por tolerancia y/o evasión. De éstas, la estrategia de evasión es más común para la adaptación a suelos ácidos. Ejemplos de evasión son: cambios inducidos por la raíz en la rizósfera, tales como el incremento de pH; liberación de quelatantes para eliminar la toxicidad del aluminio soluble; alta actividad de ectoenzimas (por ejemplo fosfatasa ácida) e incremento del volumen de suelo explorado por las raíces vía micorrizas (Marschner, 1991).

En este trabajo se describe el comportamiento de la actividad de la enzima fosfatasa ácida a diferentes niveles de fertilización de fósforo y la relación que existe con el porcentaje de infección de MVA en diferentes genotipos de trigo y triticale, como mecanismos de evasión ante estrés por carencia de fósforo.

La actividad fosfatásica se evaluó mediante el método del p-Nitrofenilfosfato usado por Tabatabai y Brenner (1969) en suelo, pero modificado y adaptado para raíz por Cruz Flores (1994).

En el porcentaje de infección de MVA se utilizó el método descrito por Phillips y Hayman (1970), modificado por Manske (1994).

## 2. MARCO TEORICO

### 2.1 FOSFORO DEL SUELO.

El fósforo (P) es uno de los 16 elementos esenciales para todas las plantas, y el segundo nutrimento más crítico de los macroelementos (Calderón y Gabriel, 1993; Lindsay *et al.*, 1989).

El P está presente en tejidos vegetales y en suelos en cantidades más pequeñas que el nitrógeno y potasio, y cercanas o iguales que el azufre. Las generalmente pequeñas cantidades de fósforo y su tendencia a reaccionar con otras sustancias del suelo para formar compuestos relativamente insolubles, muchos de los cuales tienen solamente disponibilidad limitada para las plantas, hacen de ésto un tópico de gran importancia en la fertilidad de suelos (Tisdale, 1982).

El fósforo existe en la naturaleza en una variedad de formas orgánicas e inorgánicas, pero primariamente en formas inorgánicas insolubles o muy poco solubles. La cantidad de fósforo en la corteza terrestre es del orden de  $10^5$  toneladas métricas, y este existe principalmente como apatitas, con la fórmula básica  $M_{10}(PO_4)_6X_2$ , donde comunmente el mineral (M) es calcio y el anión (X) es flúor; el anión también puede ser  $Cl^-$ ,  $OH^-$  o  $CO_3^{2-}$ . Diversas sustituciones y combinaciones de M y X resultan en algunas 200 formas de fósforo que se encuentran en la naturaleza (Wild, 1986; Lindsay *et al.*, 1989).

La cantidad de fósforo orgánico varía grandemente entre los tipos de suelo, relacionado aproximadamente con el contenido de materia orgánica entre y dentro de los diferentes perfiles. Las formas químicas del fósforo orgánico incluyen ésteres de inositol fosfato, fosfolípidos, ácidos nucleicos, azúcares fosforilados y derivados del ácido fosfónico, todos probablemente como complejos orgánicos. Estos compuestos forman sales muy insolubles a través de reacciones con fierro y aluminio bajo condiciones de acidez y con calcio en soluciones alcalinas. También forman fuertes complejos con proteínas y con algunos iones metálicos, de igual forma, insolubles y no disponibles para las plantas (Tisdale, 1982; Wild, 1986; Radin y Lynch, 1994).

Los mecanismos propuestos para explicar la retención del fósforo involucran reacciones de precipitación-disolución, sorción-desorción e inmovilización-mineralización (Fig. 1).



El pH del suelo tiene una gran influencia en la cantidad y en la manera en la cual el fósforo soluble es fijado. La adsorción de fósforo por óxidos de hierro y aluminio declina con el incremento del pH. La razón y el grado de reacción en suelos ácidos depende más de las superficies minerales de los elementos del suelo como por ejemplo óxidos amorfos y alófono.

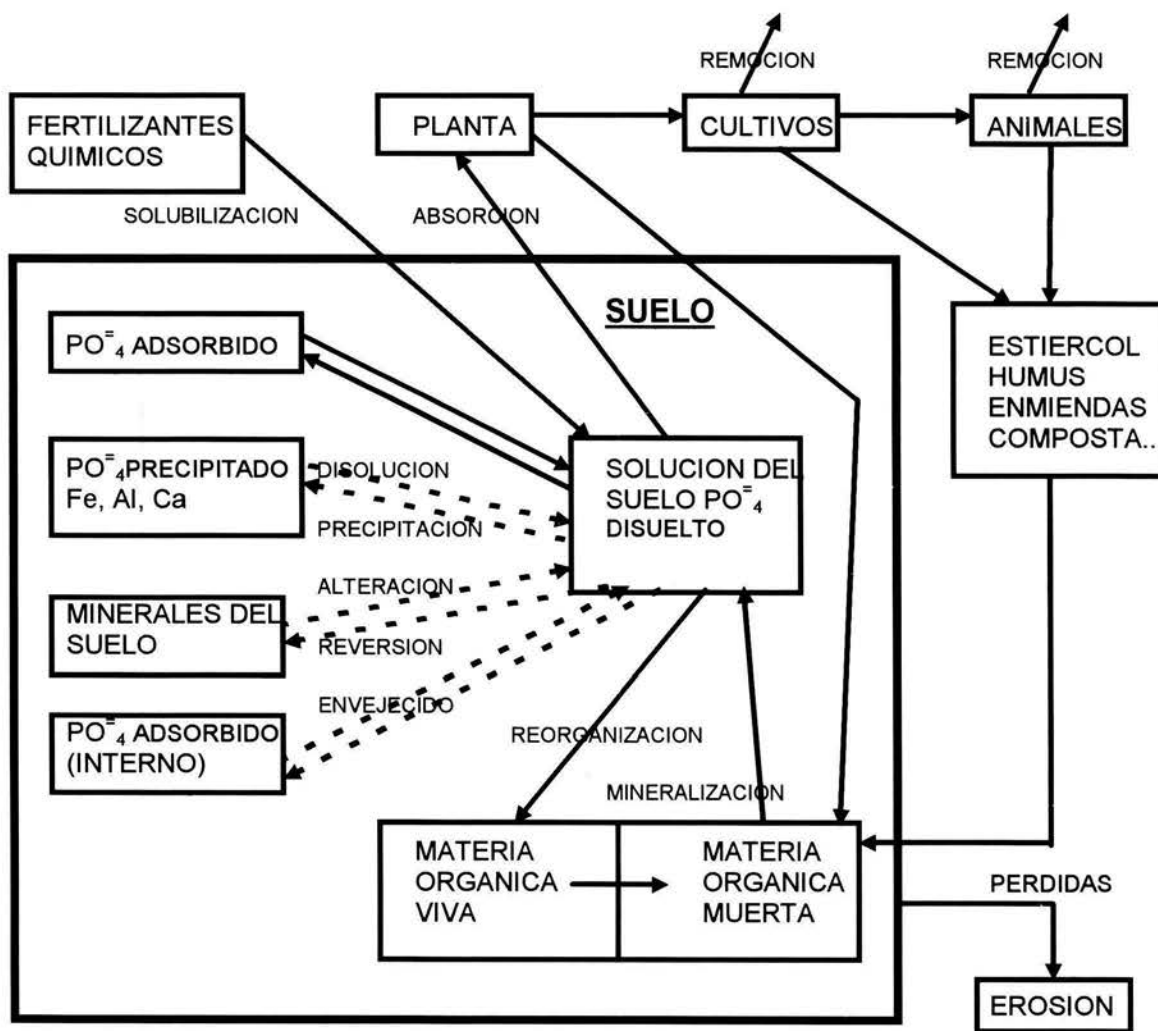


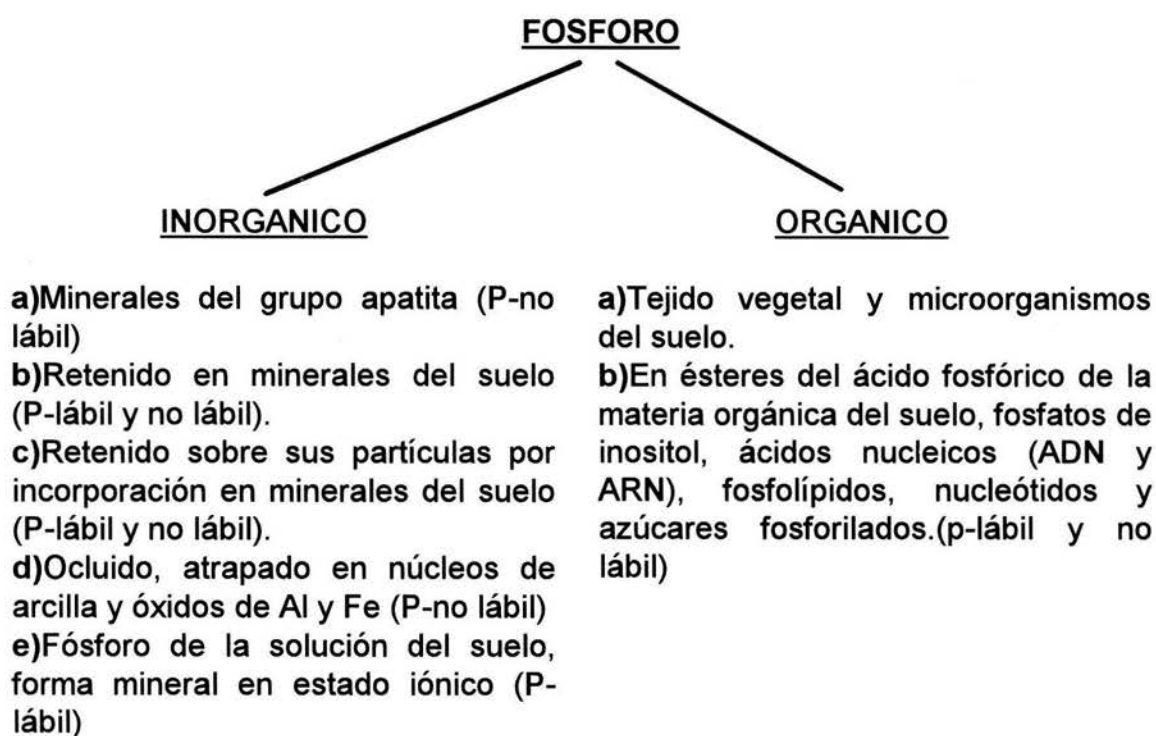
FIG. 1. Sistema dinámico del fósforo en el suelo (tomado de Tisdale, 1982).

Los andisoles (clasificados como orden y revisados en 1992 por la ICOMAND; Shoji *et al.*, 1993) son suelos ácidos derivados de cenizas volcánicas y, algunas veces, de piedra pomez que presenta grandes cantidades de material amorfo de aluminio, silicio y humus, tienen baja carga permanente y alta carga dependiente del pH, la fijación de fosfatos y la retención de agua es muy alta. La inmovilización del fósforo en los andisoles de Centroamérica es limitante significativa de la fertilidad del suelo, ésta es causada por minerales amorfos y materia orgánica asociada en

complejos con aluminio y hierro. De igual forma, humus, alofana e imogolita se relacionan con la fijación de fosfatos (Wada, 1985; Molina *et al.*, 1991).

## 2.2 RELACION SUELO-FOSFORO-PLANTA

El fósforo es un elemento esencial para el crecimiento de las plantas, animales y microorganismos. El fósforo orgánico e inorgánico disponible para las plantas es casi universalmente deficiente en los suelos (Cuadro 1).



CUADRO 1. Fósforo lábil y no lábil en el suelo (tomado y adaptado de Cruz, 1994).

El fósforo es absorbido por las plantas como iones ortofosfatos ( $\text{H}_2\text{PO}_4^{1-}$ ) y ( $\text{HPO}_4^{2-}$ ), y la cantidad de cada forma iónica depende del pH de la solución del suelo. A pH de 7.22 las dos formas se encuentran aproximadamente en cantidades iguales. Por debajo de este valor la forma iónica  $\text{H}_2\text{PO}_4^{1-}$  es más común y predominante en muchos suelos agrícolas. El ión  $\text{HPO}_4^{2-}$  llega a ser más importante a valores de pH por arriba de 7.22, su obtención por la planta es más lenta que la forma  $\text{H}_2\text{PO}_4^{1-}$ . Algunos compuestos orgánicos fosfatados solubles pueden ser absorbidos, pero

generalmente estos tienen menor importancia bajo la mayoría de las condiciones del suelo (Tisdale, 1982; Lindsay *et al.*, 1989).

La superficie activa absorbente de la raíz es el tejido joven cercano a sus puntas. Altas concentraciones relativas de fósforo acumulado en puntas de la raíz es seguido por una zona de menor acumulación donde las células son elongadas, entonces existe una segunda región de alta concentración donde los pelos radiculares son desarrollados. La rápida reposición de fósforo en la solución del suelo es particularmente importante en las áreas donde las raíces lo absorben activamente (Jungk *et al.*, 1993).

La concentración requerida de fósforo en la solución del suelo depende primariamente de las especies cultivadas además de que las plantas responden de modo diferente a las fuentes de fósforo con base a la capacidad de fijación del suelo (McLean y Logan, 1970; Tisdale, 1982; Jungk *et al.*, 1993).

El suministro de fósforo para la planta por el suelo se lleva a cabo principalmente por dos procesos: flujo convectivo o de masa y difusión. El flujo de masa es el movimiento de nutrientes a la superficie radicular en el flujo convectivo de agua durante su absorción por la planta. Nitrato, cloruro, sulfato, calcio y magnesio son suministrados a la planta por este proceso. La difusión es el movimiento de nutrientes hacia una superficie radicular causada por gradientes de concentración (Bolan, 1991).

El flujo convectivo o de masa se considera que contribuye en menor grado al suministro de fósforo que la difusión. Específicamente, el flujo de masa aporta del 1 al 20% a la nutrición de fósforo de las plantas.

El mecanismo más importante implicado en el movimiento de fósforo para su absorción por las raíces es la difusión. Con excepción de suelos extremadamente altos en fósforo, ésta es responsable de la obtención de fósforo por la raíz. Los factores edáficos que pueden influenciar la difusión del fósforo son: porcentaje por volumen ocupado por el agua del suelo; tortuosidad en la

trayectoria de difusión; capacidad amortiguadora del fosfato del suelo y temperatura (Tisdale, 1982; Calderón y Gabriel, 1993).

El mantenimiento de una concentración conveniente de fósforo en el suelo depende de su presencia en la fase sólida dentro de la solución, que repone las cantidades tomadas por las plantas.

La descripción del fósforo en el suelo puede ser reducido a las siguientes relaciones dentro de estados simples:



El fósforo lábil (**P-Lábil**) es la porción rápidamente disponible y tiene un alto grado de disociación, y permite así una rápida reposición del fósforo en la solución del suelo. La reducción del fósforo lábil usualmente estimula fósforo no lábil para originar **P** lábil otra vez, pero en una muy baja proporción (Tisdale, 1982).

Si las raíces toman fósforo, su concentración es reducida en la solución del suelo y el equilibrio es perturbado. El fósforo es repuesto por liberación de la fase sólida, particularmente por desorción. De esta manera las plantas inducen la movilización de P (Jungk *et al.*, 1993).

La liberación de fósforo de la fase sólida hacia la solución del suelo involucra alguno de los siguientes tipos de reacciones:

- Solubilización de sales y minerales insolubles
- Intercambio electrostático de aniones.
- Descomposición biológica de la materia orgánica.

(Sanyal y De Datta, 1991)

### 2.3 ADAPTABILIDAD

En condiciones de baja disponibilidad de nutrientes, su eficiencia de extracción o absorción, presentada por algunas plantas cultivadas, es una cualidad importante para producir cosechas (Guerloff, 1976).

La adaptación de plantas cultivadas puede ser expresada con base a su eficiencia o su capacidad de respuesta.

Existen diferencias entre eficiencia y respuesta: eficiencia es definida como la habilidad de un genotipo para adquirir nutrientes del suelo y utilizarlos en la producción de rendimiento, mientras que respuesta es la capacidad de un genotipo para aumentar su rendimiento cuando se incrementa el suministro de un nutriente (Guerloff, 1977, citado por Manske, 1994).

La eficiencia de fósforo (rendimiento de grano/suministro de **P**) puede ser derivado de la eficiencia en la utilización de fósforo (rendimiento de grano/obtención de fósforo) y eficiencia en la obtención de fósforo (obtención de fósforo/suministro de fósforo) (Manske, 1994; Batten, 1992).

Dos tipos de mecanismos pueden otorgar eficiencia al fósforo en las plantas: mecanismos internos, que permiten altos rendimientos por unidad de fósforo en el cultivo; y mecanismos externos, los cuales permiten gran extracción de fósforo del suelo. Los principales mecanismos externos son:

- Habilidad para desarrollar largos y finos pelos radiculares en zonas del suelo que contienen fósforo disponible para las plantas;
- habilidad para solubilizar fósforo inorgánico del suelo a través de cambios de pH o liberación de agentes quelatantes;
- habilidad para utilizar fósforo orgánico a través de la liberación de enzimas fosfatasa;
- habilidad para asociarse con hongos micorrízicos.

(Hendley *et al.*, 1994)

## 2.4 INCREMENTO DEL AREA RADICULAR.

Solamente del 20-30% del volumen del suelo es explorado por las raíces (Mengel, 1982, citado por Manske y Vlek, 1994), pero existen diferencias entre especies y entre variedades. Las variedades pueden ser seleccionadas de acuerdo a su longitud de raíz por volumen de suelo como un criterio de eficiencia en la obtención de agua y nutrimentos (Manske y Vlek, 1994). Este mecanismo es conocido como 'intercepción radical' y consiste, como ya se mencionó, en el desarrollo de mayor elongación de raíz bajo condiciones de estrés para tener un mayor espacio-volumen de exploración (Anuradha y Narayanan, 1991; McLaughlin y James, 1991; Marschner, 1991).

## 2.5 SOLUBILIZACION DE FOSFORO INORGANICO POR CAMBIOS DE pH O LIBERACION DE AGENTES QUELATANTES.

El pH de la rizósfera puede diferir del pH del volumen del suelo por más de 2 unidades, lo cual depende de la forma de suministro de nitrógeno ( $\text{NH}_4^+$ ,  $\text{NO}_3^-$  o fijación simbiótica de  $\text{N}_2$ ), del genotipo de la planta, su estado nutricional y la capacidad amortiguadora del suelo. En la mayoría de los casos, estos cambios de pH son ocasionados por diferencia en las excreciones líquidas de  $\text{H}^+$  causadas por un desequilibrio en la obtención catión-anión. A este respecto, la obtención de  $\text{NH}_4^+$  y  $\text{NO}_3^-$  es de particular importancia ya que estos iones son requeridos por las plantas en grandes cantidades. Como resultado de la alta movilidad de  $\text{NO}_3^-$  en el suelo y su más rápida distribución hacia las raíces por flujo de masa y difusión, su obtención frecuentemente excede a la de  $\text{NH}_4^+$  con un correspondiente incremento de pH en la rizósfera y en la superficie de la raíz, aún en suelos fuertemente ácidos (Marschner, 1992; Hedley *et al.*, 1994; Jungk *et al.*, 1993).

La cantidad de carbón orgánico que las raíces liberan en la rizósfera puede alcanzar tanto como el 40% del total de la producción de materia seca de una planta (Lynch y Whipps, 1990, citados por Marschner, 1992). Varias formas de estrés tales como obstrucción mecánica, anaerobiosis y deficiencia mineral nutrimental pueden incrementar fuertemente la liberación de carbono (Marschner, 1991). La liberación de exudados radiculares de bajo peso molecular son de particular importancia en relación a la dinámica de los nutrimentos de la rizósfera. Algunos de

estos solutos exudados están directamente involucrados en la movilización de los nutrientes minerales escasamente solubles, otros por vías más indirectas afectan la actividad microbial en la rizósfera. Por ejemplo, el triptófano puede servir como una fuente de producción de auxinas en hongos ectomicorrizales (*Pisolithus tinctorius*) y la metionina como una fuente para la producción de etileno por hongos del suelo (*Acremonium falciforme*). El incremento en las concentraciones de estas fitohormonas en la rizósfera puede afectar significativamente al crecimiento, morfología y fisiología de las raíces y, de este modo, la adquisición de elementos minerales.

También, ciertos flavonoides en exudados de raíz, tales como “luteolin” y “biochanin”, pueden respectivamente actuar como ‘señales’ para *Rhizobium* y como un factor de estimulación para el crecimiento hifal de hongos micorrízicos vesículo arbusculares (Marschner, 1992).

Otros exudados de raíz tales como ácidos orgánicos y fitosideroforos afectan directamente la dinámica de los nutrientes en la rizósfera. La deficiencia nutricional puede intensificar la liberación de tales compuestos con la subsecuente adquisición de nutrientes. En respuesta a la deficiencia de fósforo miembros de las Proteaceae y algunas especies anuales como *Lupinus albus* forma ‘proteoides radiculares’ los cuales acidifican la rizósfera. La acidificación es producida por excreción de ácido cítrico con la movilización del fosfato escasamente soluble por quelatación (Fe, Al) o formación de citratos de calcio poco solubles en la rizósfera. Esta acidificación de la rizósfera por ácido cítrico, conduce a la movilización no solamente de fósforo sino también de Fe, Zn y Mn (Marschner, 1992; Jungk *et al.*, 1993).

Un tipo particular de exudación de raíz existe en especies de gramíneas. En respuesta a deficiencia de Fe, la liberación de aminoácidos no proteínogénicos, los también llamados fitosideroforos, son marcadamente incrementados. Los fitosideroforos forman quelatos  $Fe^{III}$  de alta estabilidad y son absorbidos selectivamente por un sistema de transporte localizada en la membrana plasmática de las células radiculares (Römheld y Marschner, 1990; Marschner, 1992).

## 2.6 ASOCIACIÓN CON HONGOS MICORRÍZICOS.

La colonización de la superficie terrestre por las plantas tuvo lugar hace unos 400 millones de años, entre el Silúrico y el Devónico. La planta fósil más antigua que ha podido ser estudiada pertenece al género *Rhynia* y data de hace unos 370 millones de años. Se han obtenido microfotografías de las “raíces” de esta planta, en las cuales se aprecia claramente la presencia de una formación fúngica en su interior. Algunos autores consideran que, en ciertos casos, tales asociaciones hongo-“raíz” eran ya micorrizas (Azcón y Barea, 1980).

### 2.6.1 DEFINICION DE MICORRIZA.

Botánicamente, micorriza es la simbiosis mutualista (asociación no patogénica) entre los hongos que el suelo contiene y las raíces de las plantas superiores.

Los principales tipos de micorriza son: ectomicorriza y endomicorriza. En la ectomicorriza el hongo crece intercelularmente en el córtex de las raíces de las plantas, pero nunca intracelularmente. En la endomicorriza el hongo crece inter e intracelularmente y forma dentro de las células corticales estructuras específicas fungales (Cuadro 2).

El más importante y más ampliamente distribuido tipo de micorriza es la vesículo arbuscular (MVA). El nombre vesículo arbuscular es derivado de vesículas internas usadas como almacén, que son expansiones apicales o intercalares de 10 a 100  $\mu\text{m}$  de las hifas que se encuentran entre las células radiculares, contienen lípidos y son órganos de reserva para el hongo. La otra estructura interna en el córtex de la raíz es el arbusculo. Este consiste en la fina ramificación de una hifa después de que ha penetrado la pared celular la cual está cerradamente circundada por el plasmalema de la célula; debido a la gran superficie de contacto de los arbusculos se tiene la más intensa conexión entre el hongo y la planta. La formación del arbusculo incrementa la actividad metabólica de la célula hospedera lo cual es principalmente debido a la transferencia bidireccional de metabolitos y nutrimentos en y desde el hongo (Sieverding, 1991) (Fig. 2).



TIPO	SUBTIPO	CARACTERISTICAS ESTRUCTURALES	PARTES FUNGALES	PLANTAS HOSPEDERAS
<b>ECTOMICORRIZA</b>		Manto hifal alrededor de la raíz 'Red de Hartig' (hifas entre las células corticales).	Basidiomicetes; ascomicetes; ficomicetes.	Arboles, arbustos de Angiospermas y Gimnospermas.
<b>ENDOMICORRIZA</b>	ECTENDO-MICORRIZA	El manto hifal puede pero no necesariamente existir; 'Red de Hartig'; hifas enrolladas en células radiculares.	Basidiomicetes; ascomicetes.	Arboles, arbustos de Angiospermas y Gimnospermas.
	ARBUTOIDE	Manto hifal; 'Red de Hartig'; hifas enrolladas en células radiculares	Basidiomicetes.	Solamente Ericales.
	MONOTROPOIDE	Manto hifal; 'Red de Hartig'; haustorio no ramificado en células; micelio descolorido.	Basidiomicetes.	Solamente Monotropaceae.
	ERICOIDE	Sin manto hifal; sin la 'Red de Hartig'; hifas enrolladas en las células.	Ascomicetes (Basidiomicetes).	Solamente Ericales
	ORQUIDEACEA	Sin manto hifal; sin la 'Red de Hartig'; hifas enrolladas en las células; haustorio no ramificado posiblemente; micelio descolorido.	Basidiomicetes.	Solamente Orchidaceae.
	<b>ARBUSCULAR-VESICULAR</b>	Sin manto hifal; sin la 'Red de Hartig'; hifas enrolladas en células; haustorio finamente ramificado en las células (arbúsculos); vesículas formadas en o entre las células posiblemente.	Zigomicetes, Orden Glomales (Morton y Benny, 1990).	Arboles, arbustos, plantas Gramíneas y Herbáceas de Gimnospermas y Angiospermas; plantas inferiores (algas y helechos) de Briofita y Pteridofita.

CUADRO 2. Tipos de micorriza (tomado y modificado de Sieverding, 1991).

### 2.6.2 TAXONOMIA Y DISTRIBUCION.

Las formas MVA están taxonómicamente incluidas en la clase de los Zigomicetes, orden Glomales, el cual incluye todos los hongos del suelo que forman arbúsculos en asociación mutualística con plantas terrestres (Morton y Benny, 1990). La clasificación taxonómica de los hongos MVA se encuentra resumida en el cuadro 3.

Los hongos MVA son encontrados naturalmente en todos los ecosistemas terrestres.

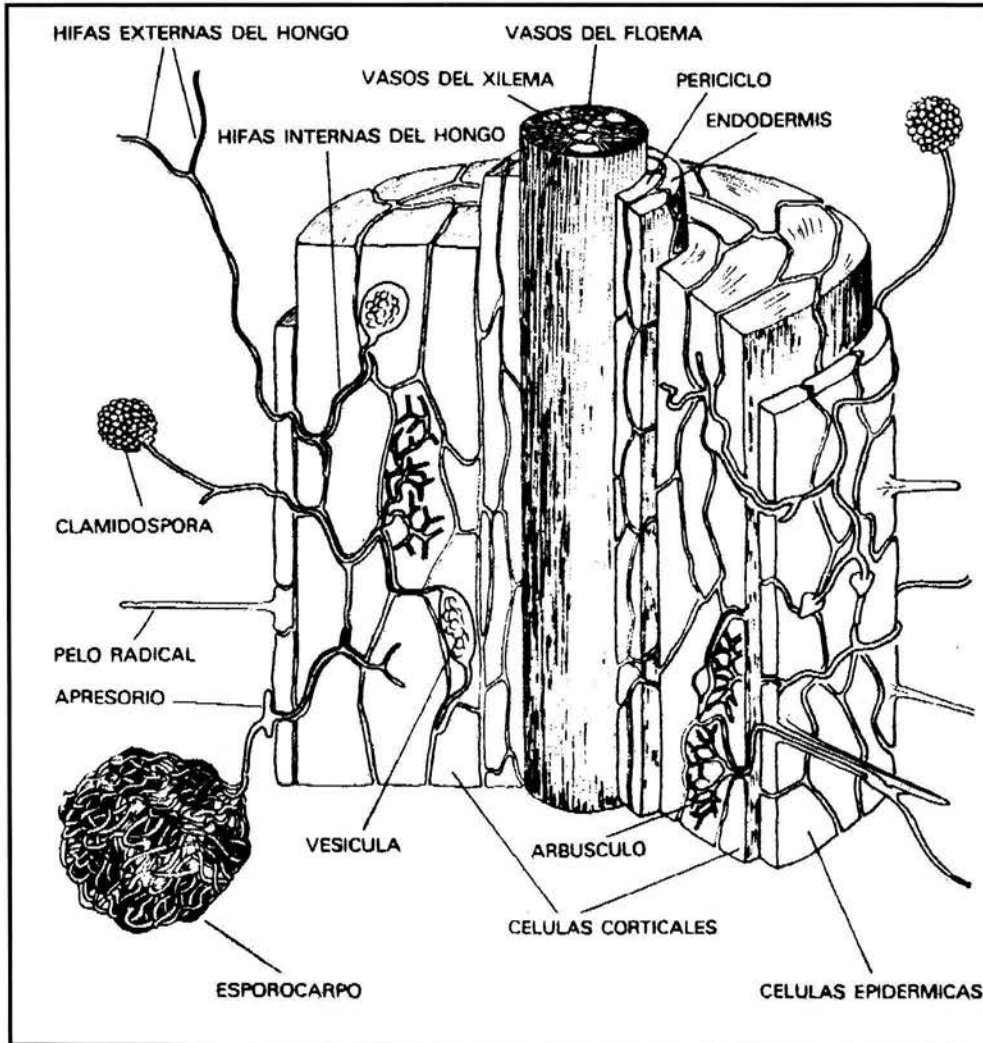


FIG. 2. Representación esquemática de la micorriza vesículo-arbuscular (tomado de Azcón y Barea, 1980).

Cerca del 95% de todas las especies del reino vegetal son micotróficas, tienen micorriza (Sieverding, 1991). De esta cifra MVA se encuentra en cerca de dos terceras partes de las especies de plantas vasculares (Trappe, 1987; Fitter y Merryweather, 1992).

La fertilidad de las especies de plantas generalmente se incrementa a lo largo de un gradiente desde los polos a los trópicos, pero los hongos micorrízicos son la excepción a este patrón porque la fertilidad de las especies fungales varía entre sitios, a pesar de su latitud y entre especies

micorrízicas que dominan algún sitio (Maloch *et al.*, 1980; Connel y Lowman, 1989, citados por Allen, 1995).

<b>ORDEN</b>	Glomales
<b>SUBORDEN</b>	Glomineae
<b>FAMILIA</b>	Glomaceae
<b>GENERO</b>	<i>Glomus</i> <i>Sclerocystis</i>
<b>FAMILIA</b>	Acaulosporaceae
<b>GENERO</b>	<i>Acaulospora</i> <i>Entrophospora</i>
<b>SUBORDEN</b>	Gigasporineae
<b>FAMILIA</b>	Gigasporaceae
<b>GENERO</b>	<i>Gigaspora</i> <i>Scutellospora</i>

CUADRO 3. Clasificación taxonómica de los hongos formadores de micorriza vesículo arbuscular.

La simbiosis mutualista de MVA no es específica de la planta que infecta, ésta tiende a ser generalista en la selección de su hospedero. Una sola especie de planta puede asociarse con la mayoría de los hongos MVA conocidos, mientras que un solo hongo aislado puede infectar un vasto número de especies de plantas hospederas.

La respuesta del hospedero difiere con las especies fúngicas (Manske, 1994). Morfotipos similares han sido colectados de diferentes sitios encontrándose diferentes beneficios fisiológicos para las mismas especies de plantas. Las especies MVA tienen diversidad fisiológica para especies hospederas individuales (Allen, 1995).

Grandes diferencias en grados de infección pueden ocurrir entre ecotipos, cultivos o clones de la misma planta. Las razones del diferente nivel de infección inter e intraespecífica aún no han sido determinadas, sin embargo se sabe que MVA tiende a ser más abundante en suelos ricos en

materia orgánica (quizá esto explica su predominancia en bosques tropicales húmedos) y que la fisiología y genética de los hongos, la respuesta del hospedero y principalmente las condiciones ambientales regulan su diversidad, su formación e influyen en su poder de colonización (Sieverding, 1991; Fitter y Merryweather, 1992; Allen, 1995).

### 2.6.3 FUNCION DE LA MICORRIZA.

En varios estudios que involucran micorrizas, la asociación micorrizal usualmente incrementa el crecimiento de las plantas únicamente por intensificación en la obtención de nutrientes, especialmente fósforo. Ha sido frecuentemente reportado que la razón de obtención nutrimental por plantas micorrizadas es más rápida que en las plantas que no lo están. Se ha observado que la razón de afluencia de fósforo (**P**) dentro de las raíces micorrizadas es más alta ( $17 \times 10^{-14}$  moles/cm/seg) que aquella de las plantas no micorrizadas ( $3.6 \times 10^{-14}$  moles/cm/seg). La razón de afluencia de **P** dentro de la hifa es seis veces mayor ( $18 \times 10^{-14}$  moles/cm/seg) que la razón de los pelos radiculares (Sanders y Tinker, 1973; Bolan, 1991).

Un incremento en absorción de fósforo por las plantas micorrizadas puede ser producido por: incremento en la exploración física del suelo; incremento en el movimiento de nutrientes, especialmente fósforo, dentro de la hifa; modificación del medio ambiente radicular; incremento en el almacenamiento de fósforo absorbido; eficiencia en la transferencia de **P** a las raíces de la planta hospedera y su eficiente utilización dentro de ésta (Bolan, 1991).

La principal función de la micorriza es incrementar el volumen de suelo explorado para la obtención de nutrientes y para intensificar su eficiencia de absorción de la solución del suelo. Un centímetro de raíz sin micorriza puede explorar cerca de  $1-2 \text{ cm}^3$  de volumen de suelo con la ayuda de los pelos radiculares, este volumen es potencialmente incrementado 5-200 veces por el micelio externo radicular de MVA asumiendo crecimiento radial de la hifa alrededor de la raíz. Comúnmente se ha observado de  $12-15 \text{ cm}^3$  por centímetro de raíz infectada (Sieverding, 1991).

Frecuentemente se han encontrado mayores respuestas a la infección micorrizal cuando ocurre en especies de plantas con raíces ordinarias que en aquellas con raíz fina, en suelos con alta fijación de fósforo, que en aquellas de baja y también mayor en suelos que en solución nutritiva (Crush, 1973; Hall, 1977; Yost y Fox, 1979; Howelwe *et al.*, 1982; Sainz y Arines, 1988; Bolan, 1991)

El diámetro de los pelos radiculares es comúnmente 10  $\mu\text{m}$  en comparación con 2-4  $\mu\text{m}$  de diámetro de las hifas de los hongos micorrízicos. Lo fino de las hifas tiene dos ventajas. En primer lugar, se incrementa el área superficial para la absorción de nutrientes; y en segundo, permite la entrada de las hifas dentro de los poros del suelo y materia orgánica que no pueden ser penetrados por los pelos radiculares.

Se ha observado que las raíces micorrizadas con base de unidad-peso, absorben mucho más fósforo que plantas no micorrizadas en solución nutritiva y en suelo. Esto sugiere que la hifa del hongo micorrízico tiene alta afinidad por los iones fosfato y bajo umbral de concentración para absorción que las raíces. Cress y cols. (1979), observaron que a una concentración en solución de 1  $\mu\text{M P}$ , las raíces micorrizadas lo absorben casi dos veces más rápido que las que no lo están. Un mayor número de sitios de absorción contribuidos por el área superficial hifal no parecen ser el mejor factor para incrementar la absorción, ésta se debe principalmente a un incremento en la afinidad para absorción.

Es frecuente que las especies de plantas difieran en la mínima concentración de **P** que pueda inducir absorción en la superficie de las raíces, esto es la concentración umbral. Las diferencias en la concentración umbral entre plantas micorrizadas y no micorrizadas no ha sido todavía experimentalmente observadas. Howelwe y colaboradores (1982), observaron que la inoculación de *Cassava* sp. con un hongo micorrízico respondió a bajos niveles de suministro de fósforo y superó la respuesta sigmoideal obtenida para plantas no micorrizadas. Esto fue atribuido al bajo umbral de concentración para absorción de la solución del suelo de las plantas micorrizadas.

La modificación del ambiente radical (rizósfera) por hongos micorrízicos puede ser llevada a cabo por mecanismos activos (de manera directa) o pasivos (de manera indirecta).

Dentro de las modificaciones directas, la solubilización de fosfatos minerales por hongos ectomicorrízicos ha sido demostrado en el medio de crecimiento. Esto puede ser debido, en parte, a la alta producción de ácidos en la presencia de carbohidratos rápidamente disponibles en el medio. Se ha propuesto que exudaciones de iones hidrógeno, compuestos quelatantes, oxalato de calcio o fosfatasas por hongos ectomicorrízicos pueden tener efectos solubilizantes en los fosfatos pobremente solubles (Allen *et al.*, 1981; Lapeyrie, 1988; Harley, 1989).

Existe poca evidencia experimental de modificaciones químicas directas en la rizósfera por plantas endomicorrizadas. Se ha sugerido que el incremento en la obtención de **P** de complejos de goetita-fosfato por las plantas micorrizadas puede ser debido a un incremento en la producción de citrato y otros compuestos orgánicos. También se ha sugerido que la producción de sideroforos por hongos micorrizales u otros microorganismos del suelo pueden significativamente incrementar la disponibilidad de fósforo en suelos de bajo pH (Parfitt, 1979; Bolan, 1991).

La principal modificación indirecta es aquella que involucra procesos de adsorción, desorción y absorción. Esto es, si las raíces micorrizadas pueden reducir la concentración de fósforo en la solución del suelo por absorción rápida, o lenta, el equilibrio es alterado y más iones pueden disociarse químicamente para restaurar este equilibrio (Hayman y Mosse, 1972).

Las diferencias entre plantas micorrizadas y no micorrizadas en la absorción de iones y cationes puede originar diferencias en el pH de la rizósfera lo que puede cambiar la disponibilidad de **P** absorbible para las plantas. Ha sido observado que las plantas micorrizadas utilizan  $\text{N-NH}_4^+$  más eficientemente que las no micorrizadas. La absorción y asimilación de amonio por las hifas puede tener adicionales consecuencias en la rizósfera. La extrusión de  $\text{H}^+$ , la cual es una inevitable consecuencia de la asimilación de amonio en las células, puede ocurrir desde la hifa así como desde las raíces. Esto puede reducir el pH alrededor de la raíz infectada y afectar la disponibilidad de fuentes pobremente solubles tales como rocas fosfatadas (Bolan, 1991).

#### 2.6.4 RELACION FOSFORO-MICORRIZA-PLANTA.

La hifa micorrízica puede almacenar mayores cantidades de fósforo absorbido que las raíces, de este modo facilitan el continuo movimiento de **P** dentro de la hifa. El fosfato inorgánico absorbido es almacenado en tres formas: ortofosfatos solubles, polifosfatos solubles y gránulos de polifosfato. El 10% del fosfato absorbido es rápidamente movido hacia el tejido radicular del hospedero; el resto del fosfato es almacenado como polifosfatos comúnmente en la forma granular (por arriba del 40% del fósforo total absorbido). El fosfato en forma sólida localizado dentro de vacuolas hifales cumple con el rol de almacén de reserva en una forma osmóticamente inactiva (Bolan, 1991).

La translocación de **P** de hifas a raíz ha sido calculado en una proporción de  $1-2 \times 10^{-9}$  mol/cm<sup>2</sup>/seg. La mayor transferencia de fósforo desde el hongo a la planta ocurre en aquellas células radiculares que contienen arbusculos; sin embargo, la hifa interna también puede liberar **P** a la planta hospedera (Sieverding, 1991).

El transporte hifal de fósforo puede ser considerado como el resultado de tres pasos: obtención hifal, translocación en hifa y transferencia a través de la interfase simbiótica. La hifa puede ser afectada por la longitud total de la hifa viable, por la diseminación de la hifa dentro del suelo y por liberación de algún agente solubilizante de **P**. El fósforo puede ser absorbido en la forma de ortofosfatos y transportados activamente en la hifa como polifosfatos y los grados de translocación pueden ser afectados por gradientes de concentración y corriente citoplasmática. La transferencia al hospedero puede estar influenciada por el área de interfase y por enzimas de interfase en un amplio sentido incluyendo sistemas de transporte de membrana. Cada uno de estos componentes puede ser afectado por factores ambientales, por el estado nutricional y las especies hospederas, y del micobionte. Parece que la transferencia de **P** del hongo al hospedero toma lugar en un intercambio con metabolitos compuestos de carbón desde el hospedero al hongo. Se ha estimado que el hongo MVA requiere 1-17% de los carbohidratos que la planta destina a la producción de la biomasa radicular, para su desarrollo y actividad funcional. Por lo que se piensa que la planta hospedera controla el desarrollo y actividad fungal vía regulación del movimiento de carbohidratos al hongo (Sieverding, 1991; Jakobsen, 1992).

Woolhouse (1975) resume la transferencia de **P** inorgánico (**Pi**) entre el hongo y el hospedero en tres pasos: transporte activo hacia adentro del hongo desde el suelo; transporte pasivo del hongo a la interfase hongo-raíz; y transporte activo hacia la raíz (Fig. 3).

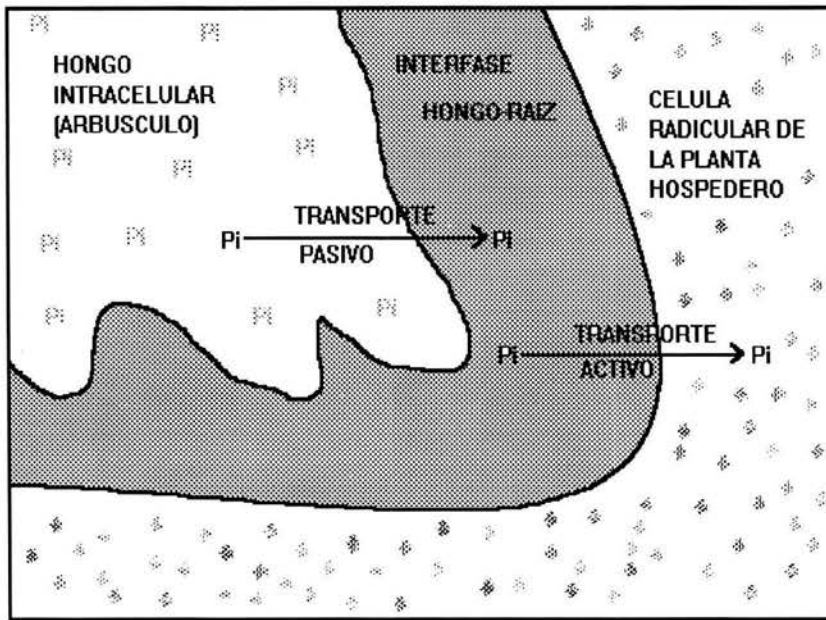


FIG. 3. Transferencia de fósforo inorgánico desde el arbúsculo a la célula radicular del hospedero.

El incremento en obtención de fósforo por las plantas micorrizadas puede también ser explicado en términos de la razón de transferencia de fósforo entre la hifa del hongo y los pelos radiculares. La concentración de fósforo inorgánico dentro de la hifa es aproximadamente 1000 veces más alta que en la solución del suelo. Entonces el fósforo puede ser absorbido activamente en contra de un potencial electroquímico. La diferencia en concentración de **P** entre el hongo y el hospedero determina la dirección y razón de transporte. La translocación de **P** dentro de la hifa ocurre pasivamente bajo un gradiente de concentración entre la fuente de **P** en la hifa externa y su fijación en la raíz. La corriente citoplasmática está involucrada en el movimiento de fósforo dentro de la hifa. Una alta concentración de **P** en el hongo es mantenida por la hidrólisis de polifosfato. El polifosfato es disociado por polifosfatasas o por la reacción reversible de la polifosfato quinasa. Se



ha propuesto que la transferencia bidireccional de **P** inorgánico y carbohidratos ocurre entre la raíz y la hifa en la interfase hongo-raíz e involucra procesos de transferencia activa y pasiva (Cox *et al.*, 1980; Capaccio y Cailow, 1982; Smith y Gianinazzi-Pearson, 1988; Bolan, 1991).

Varias observaciones morfológicas han demostrado que durante el establecimiento de la simbiosis, el contacto entre la planta y el hongo es mediado a través de sus superficies celulares. La pared celular, las moléculas relacionadas con ésta, junto con la membrana plasmática tienen un papel importante en la interacción entre ambas partes simbióticas. En la fase intracelular de las endomicorrizas (arbúsculo), la delgada pared fúngica está separada del citoplasma del hospedero por la invaginación de la membrana plasmática del hospedero y por un material de interfase. Mediante técnicas basadas en antígeno-anticuerpo, azúcares-lecitina y enzima-substrato se han encontrado diversos compuestos en esta relación de paredes celulares, entre los que están: glucanos de origen radicular que se encuentran en la interfase hongo-célula radicular; oligómeros de N-acetilglucosamina de origen fúngico que se localizan sobre la pared del hongo y proteínas encontradas en el material de interfase llamadas HRGP que son hidroxiprolinas ricas en glucoproteínas. Estas observaciones sugieren que las bases moleculares de la respuesta de la planta durante la simbiosis puede estar basada en la expresión de proteínas similares (Bofante-Fasolo, 1992).

### 2.6.5 ABSORCION DE OTROS ELEMENTOS.

El potasio (K) y el magnesio (Mg) frecuentemente se encuentran en altas concentraciones en las plantas micorrizadas que en las que no lo están. Estos elementos son más móviles en la solución del suelo que el **P** y un transporte directo de K y Mg por la hifa MVA no está confirmado; sin embargo, en la mayoría de los casos la alta obtención de estos nutrientes por plantas micorrizadas puede ser un efecto indirecto de la obtención de fósforo vía MVA. Trabajos experimentales sugieren, que en suelos deficientes de K, la obtención de este elemento está relacionado con especies fungales, lo cual indica que el K puede ser transportado por hifas MVA.

Oligoelementos como zinc (Zn), cobre (Cu), azufre (S), boro (B) y molibdeno (Mo) prueban ser activamente tomados por hifas fungales y transportados a la planta hospedera. Otros

microelementos esenciales para las plantas tales como hierro (Fe), manganeso (Mn) y cloro (Cl) también son generalmente encontrados en altas concentraciones en plantas micorrizadas que en aquellas que no lo están. Para algunos microelementos como Zn y Cu el hongo MVA tiene función similar a la fertilización de fósforo. Sodio (Na), cobalto (Co) y silicio (Si) no son esenciales para el crecimiento de todas las especies de plantas, sin embargo, el grado de su obtención por las plantas es algunas veces relacionado con la actividad del hongo MVA (Sieverding, 1991; Gildon y Tinker, 1983, citados por Manske, 1994).

### 2.6.6 INTERACCION CON OTROS MICROORGANISMOS.

En la interacción con otros microorganismos se ha encontrado relaciones positivas entre fijadores de nitrógeno tales como *Rhizobium* y los hongos MVA. Hay evidencia de esta interacción sinérgica entre la relación tripartita de *Rhizobium*-leguminosa-MVA.

También se han encontrado efectos positivos en la asociación entre actinomicetes (*Frankia*) y especies de plantas no leguminosas tales como *Alnus* y *Casuarina* (Sieverding, 1991).

Las poblaciones de *Azotobacter* (fijador de nitrógeno) son incrementadas por hongos MVA. La interacción con *Azospirillum* afecta positivamente a la producción de la planta, probablemente por efectos hormonales. El efecto benéfico de los hongos MVA en las rizobacterias es completamente posible e indirecto.

En cuanto a la relación con organismos patógenos se ha encontrado que los hongos MVA pueden incrementar, decrementar o no tener efecto en la gravedad de los síntomas de enfermedades de las plantas o en la incidencia de agentes patógenos de acuerdo con la planta hospedera, el hongo MVA y el organismo patógeno bajo varios ambientes y condiciones del suelo. Generalmente se ha concluido que:

- Los hongos MVA incrementan la resistencia a enfermedades de plantas contra patógenos radiculares; especialmente cuando la colonización MVA se realiza antes del ataque del patógeno.

-Incrementan algunas enfermedades de hojas y tallos causadas por virus y hongos patógenos; sin embargo, las plantas micorrizadas pueden tolerar más la enfermedad que las plantas sin micorrizar.

-A través de una efectiva asociación con MVA las incidencias de nemátodos son reducidas; el daño causado por nemátodos es frecuentemente compensado (el efecto negativo de la reducción del sistema activo radicular es compensado por el micelio MVA externo).

El mecanismo por el cual MVA controla los patógenos está relacionado con los cambios en la morfología o en la fisiología de la planta hospedera. Tales cambios son: lignificación de las paredes celulares, producción de otros polisacáridos e incremento de los sistemas vasculares de la planta. Altos contenidos de aminoácidos (arginina, fenilalanina, serina), un isoflavonoide (fitoalexina) y la reducción de azúcares y enzimas (por ejemplo quitinasa) son encontrados en plantas micorrizadas, y pueden atenuar o inhibir el crecimiento de microorganismos patógenos. Asimismo se sabe que los hongos micorrízicos afectan la exudación radicular y como resultado tienen influencia en la función de microorganismos parásitos, saprofiticos y benéficos en la rizósfera (Sieverding, 1991).

### **2.6.7 FERTILIZACION FOSFATADA Y HONGOS MICORRIZICOS V-A.**

Se ha observado que la inoculación con MVA mejora la utilización de material de rocas fosfatadas por las plantas (Sieverding, 1991).

Los fertilizantes fosfatados tienen efectos variados en la simbiosis MVA y en el propio hongo. El incremento de fertilización con fósforo de las plantas hospederas normalmente reduce la colonización MVA (Rubio *et al.*, 1990; Manske, 1994; Shen Lu *et al.*, 1994; Ryan *et al.*, 1994), a menos que la planta hospedera sea llevada a severas condiciones de deficiencia (Bolan, 1984). Sin embargo, también se ha reportado una respuesta positiva a la fertilización fosfatada y tal parece que de acuerdo a la especie del micobionte y hospedero se puede obtener beneficio de una mayor fertilización.

### **2.6.8 LAS MICORRIZAS VA Y LOS SISTEMAS AGRICOLAS SUSTENTABLES**

La interacción entre micorriza y fertilización fosfatada dentro del contexto de agricultura sustentable es complejo. Por un lado altos niveles de fósforo en el suelo son deletéreos para los hongos MVA. En campos con poco uso como producción de cultivos, las raíces de las plantas cultivadas fueron encontradas altamente colonizadas por hongos MVA que con la convencional, alta fertilización mineral. Por otro lado, los hongos MVA disminuyen la necesidad de fertilización donde, aún en presencia de altos niveles de fósforo disponible, las plantas cultivadas son capaces de tomar ventaja de la simbiosis bajo simuladas condiciones de campo, dependiendo de la planta hospedera y el genotipo del micobionte.

Si las micorrizas son manejadas en los sistemas de producción sustentables, los mejoradores de cultivos necesitan considerar respuestas micorrizales durante la selección. Si una temprana y rápida propagación de la infección es correlacionada con alta eficiencia de MVA en el rendimiento, este alto porcentaje de infección MVA puede ser un parámetro útil para la elección de genotipos (Manske, 1994).

### **2.6.9 HONGOS MVA EN RAICES DE TRIGO.**

En el campo, las raíces de trigo son normalmente infectadas por poblaciones fungales MVA y se ha observado que con 46% de infección después del estado de floración resulta en incremento de rendimiento bajo condiciones de deficiencia de fósforo (Stöppler, 1991).

Manske (1989, citado por Diederichs y Manske, 1991) reporta para un experimento en el que utilizan 44 genotipos de trigo -22 líneas “nuevas” de alto rendimiento y 22 variedades “viejas”-, que las variedades de origen más temprano dependen más de la simbiosis que los trigos modernos.

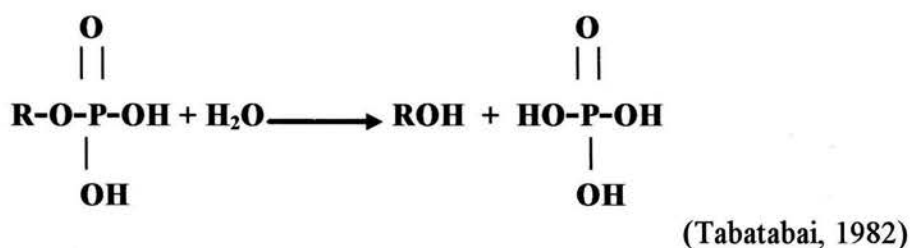
En un experimento realizado en un Andisol de Pátzcuaro, Michoacán (Manske, 1995), en el que se utilizaron 42 genotipos de trigo se encontró alto porcentaje de coeficiente de variación en infección de MVA. El nivel de infección de MVA varió no sólo dentro del campo sino también dentro del sistema radical de una sola planta. Esta infección no demuestra ser afectada por el

genotipo. Cabe señalar, que la toma de muestras fue realizada en una etapa muy temprana de desarrollo. A pesar de que no hubo diferencias entre genotipos sí las hubo dentro de tratamientos de fertilización fosfatada: bajo deficiencia de fósforo (sin fertilización y originalmente con 7.3 ppm P Olsen) el porcentaje de infección fue ligeramente más alto que en las plantas fertilizadas (80 Kg P<sub>2</sub>O<sub>5</sub>/ha). También se encontró una correlación positiva entre longitud de raíces infectadas por MVA y acumulación de fósforo en tejido vegetal en plantas sin fertilizar.

## 2.7 LIBERACION DE ENZIMAS FOSFATASAS.

El nombre general de fosfatasas ha sido usado para describir un amplio grupo de enzimas que catalizan la hidrólisis de ésteres y anhídridos del ácido fosfórico (Tabatabai, 1982). Éstas incluyen la monoéster fosfórico hidrolasa, diéster fosfórico hidrolasa y monoéster trifosfórico hidrolasa, entre otras. Las cuales son clasificadas en fosfatasas ácidas y alcalinas ya que su actividad es óptima en intervalos ácidos y alcalinos respectivamente.

La ecuación general de la reacción catalizada por la fosfatasa ácida y alcalina es:



El objetivo de esta reacción es la hidrolización del fósforo contenido en la materia orgánica para obtener fosfatos inorgánicos disponibles para las plantas.

La actividad de esta enzima es más alta sobre la superficie de la raíz que en el volumen del suelo y se incrementa en plantas bajo deficiencia de fósforo (Marschner, 1991; Hedley *et al.*, 1994).

El incremento en la actividad fosfatásica (AF) está asociada con el decremento en fósforo. El incremento de fósforo inorgánico en el medio radicular reduce la AF (McLachlan, 1980a).

Dracup (1984) al trabajar con trébol (*Trifolium subterraneum* L. Cv. Barker) encontró que la AF de las paredes celulares radiculares es afectada por la edad de las plantas y la concentración de fósforo en la solución de nutrimentos en la cual crecieron. La máxima AF es para las plantas con deficiencia de fósforo 16 días a la emergencia (2.5 veces mayor que para las plantas con suficiencia de fósforo con la misma madurez). También observó que la AF se incrementa cuando la concentración de fósforo en raíces decrece de 0.4 a 0.2% en peso seco antes de que se detenga el crecimiento radicular.

Lefebvre y cols. (1990) reportan que la AF intracelular y en la superficie de la célula cambia solamente después de alteraciones en el fósforo celular, llevadas a cabo durante varios días.

Bajo las mismas condiciones de crecimiento diversos cultivos pueden presentar diferentes grados de secreción de fosfatasa ácida. Tadano (1993) sometió diferentes especies de cultivos a dos tratamientos de fertilización fosfatada. La AF se incrementó bajo deficiencia de fósforo en todos los cultivos en el siguiente orden decreciente: lupino, tomate, col, rábano, haba, trigo y arroz, y concluye que la habilidad de las raíces para secretar fosfatasa ácida difiere entre las especies de plantas e inclusive dentro de los organismos de la misma especie.

McLachlan (1980b), reporta que para trigo hay una reducción en la AF con el incremento en la ploidia en las especies menos domesticadas. Los antecesores de los actuales genotipos de trigo tienen entonces una mayor AF, concluye que aunque una mayor parte de la variación en AF puede haber sido eliminada en el proceso de domesticación de este cultivo, las diferencias entre las variedades aún permanecen y se puede tomar ventaja seleccionando especies y variedades capaces de hacer mejor uso en suelo con menor fertilidad.

Calderón y Gabriel (1993) al realizar un experimento con diferentes fuentes de fósforo y en el que involucran variedades de trigo y triticale encontraron diferencia en la AF no sólo entre las especies sino también entre las variedades en diferentes estados de maduración. La AF varía inter e intraespecíficamente, está influenciada por la madurez fisiológica de la planta y tiene diferente

respuesta a las variadas formas de fosfato orgánico e inorgánico del suelo. Misma conclusión a la que llegan Fernández y Ascencio (1994) al trabajar con dos variedades de frijol y chícharo.

Ascencio (1994) al trabajar con frijol, chícharo y algodón, con dos dosis de fósforo, observa que la AF decrece con la edad en las tres especies, ésta varía entre los cultivos y tratamientos de fósforo así como en raíces intactas, extractos de raíz y discos de hojas, aparentemente relacionada con la severidad del estrés de fósforo en los tejidos vegetales; y concluye que su umbral de deficiencia es aparentemente crucial para la inducción de AF en diferentes especies.

La comparación entre variedades de trigo en campo ha demostrado que pueden ocurrir diferencias significativas en obtención de fósforo y AF dentro de éstas. El incremento en la obtención de fósforo total está asociado con el aumento en peso fresco de raíces y a su vez con el decremento en la AF (densidad óptica/gramo de materia fresca). Esta baja AF también está asociada con un incremento en la materia fresca total, y es encontrada en plantas que son capaces de hacer mejor uso de las formas menos solubles de fósforo. Esto implica que la reducción en AF puede indicar potencial en cultivos para aumentar su eficiencia en obtener fósforo de una situación dada. El uso de la AF, de este modo, puede permitir la selección de plantas para un mayor aprovechamiento de menor fertilización, por un lado, y por otro, porque la planta integra éste nutrimento del suelo de esta forma, y la AF puede ser usada a la inversa para indicar el estado del fósforo del medio y subsecuentemente las necesidades de éste para máxima producción o demanda de diferentes cultivos (McLachlan, 1980b; Rubio *et al.*, 1990).

Rubio y cols. (1990) al trabajar con cuatro diferentes genotipos de trigo observaron una disminución en la AF (21 días a la siembra) y un aumento en el porcentaje de infección micorrízica (63 días a la siembra) en plantas fertilizadas con 300 Kg  $P_2O_5$ /Ha bajo condiciones de invernadero. Comentan que la AF puede ser un importante mecanismo en la etapa de producción de semilla de la planta pero éste puede ser gradualmente sustituido por la acción de las micorrizas VA. Concluye que una de las vías para mitigar la carencia de fósforo en trigos que crecen en suelo volcánicos puede ser la investigación de genotipos que tienen alta actividad radicular bioquímica y/o biológica.

Las enzimas fosfatasa están involucradas en procesos de las células vegetales como autofagia y heterofagia, y se localizan en sus respectivos tipos de vacuolas (Nishizawa y Mori, 1980; Dexheimer y Turnau, 1995). De igual forma se ha descrito una fosfatasa alcalina en las vacuolas fungales y se considera que se encuentra relacionada con el metabolismo de gránulos de polifosfato que también fueron observados dentro del hongo (Gianinazzi *et al.*, 1979).

Las fosfatasa ácidas radiculares están activas en la pared celular de las células diferenciadas y lesionadas, en el citoplasma y en el espacio extracelular (pared celular y apoplasto) de las células deficientes en fosfato (Ezawa y Yoshida, 1994; Dexheimer y Turnau, 1995).

Allen y cols. (1981) infectan plántulas de *Bouteloua gracilis* con esporas del hongo V-A *Glomus fasciculatus* en medio axénico con varias fuentes de fosfato y pH ajustado a 5.5. Observan que la obtención y utilización de fosfato esta influenciada significativamente por la fuente de fósforo e infección micorrízica; la concentración de fosfato en hojas fue incrementada 121% en las plantas micorrizadas y con fosfato de sodio como fuente de fósforo. De igual forma, la infección micorrízica incrementa significativamente la actividad fosfatásica ácida radicular; sin embargo, observaciones microscópicas de las raíces teñidas (localización superficial de la AF radicular, método en donde la fosfatasa ácida se observa en áreas de color rojo oscuro) indican que la actividad fosfatásica en las plantas micorrizadas está localizada solamente a lo largo de las raíces y no a lo largo de la hifa fungal.

La AF en las plantas micorrizadas exhibe las características mencionadas anteriormente, sin embargo al analizar un extracto radicular de caléndula (*Tagetes* sp.) mediante electroforesis en gel de poliacrilamida se encontraron valores diferentes de *Rf* lo que sugiere que existe una fosfatasa ácida específica de la infección micorrízica; aunque su localización no ha sido bien definida se cree que está activa en la matriz interfacial (el espacio extracelular entre el arbusculo y el plasmalema circundante del hospedero), está involucrada en la formación arbuscular y tiene su origen en el hospedero (Ezawa y Yoshida, 1994).



## 2.8 TRITICALE

En 1875, Wilson obtiene el primer triticale estéril, a partir del cruzamiento de trigo (*Triticum* sp., hexaploide o tetraploide, progenitor femenino) y centeno (*Secale* sp., diploide, progenitor masculino). Tanto el trigo como el centeno pertenecen a la familia *Graminae*, orden *Glumiflorae* de la clase de las monocotiledóneas (Cuadro 4).

<b>REINO</b>	<b>VEGETAL</b>
<b>DIVISION</b>	<b>TRACHEOPHYTA</b>
<b>SUBDIVISION</b>	<b>PTEROPSIDAE</b>
<b>CLASE</b>	<b>ANGIOSPERMA</b>
<b>SUBCLASE</b>	<b>MONOCOTILEDONEA</b>
<b>GRUPO</b>	<b>GLUMIFLORA</b>
<b>ORDEN</b>	<b>GRAMINALES</b>
<b>FAMILIA</b>	<b>GRAMINAE</b>
<b>TRIBU</b>	<b>TRITICEAE</b>
<b>GENERO</b>	<i>Triticosecale</i>
<b>ESPECIE</b>	<i>Wittmack</i>

CUADRO 4. Clasificación taxonómica del Triticale (tomado de Cruz, 1994).

Aunque en 1888 Rimpau produce triticale fértil, no fue sino hasta 1937 cuando se logran grandes adelantos en su producción con el descubrimiento de la colchicina (alcaloide venenoso derivado de los bulbos o de las semillas del azafrán de otoño, *Colchicum autumnale*), la cual puede inducir la duplicación del número de cromosomas de las plantas. Esto hizo posible la creación artificial de los triticales primarios fértiles, y ya no fue necesaria la búsqueda laboriosa para detectar su aparición espontánea, poco frecuente en la naturaleza (Quiñones, 1973; Varughese *et al.*, 1986).

Morfológicamente la planta de triticale semeja a la de trigo, es muy robusta y vigorosa en su crecimiento. La espiga y el grano son, en general, más grandes que en el trigo y de acuerdo a la constitución genética de la planta, la forma del grano puede ser más o menos arrugada en la cara ventral lo cual se produce por un enrollamiento de la aleurona y todas las capas envolventes.

La calidad nutritiva del triticale es semejante a la del trigo y, en algunos aspectos, llega a superarlo. En particular, el mejor contenido de lisina, su mejor digestibilidad proteínica y el balance de minerales lo hacen especialmente adecuado para remplazar o complementar a otros cereales en la alimentación humana y animal (Varughese *et al.*, 1986).

La calidad de proteína en los triticales se debe principalmente a contenidos superiores de lisina y aminoácidos azufrados y en menor grado a un mejor balance de aminoácidos.

En zonas de suelo ácido y tierras altas, el triticale es muy prometedor. El centeno tiene una gran tolerancia intrínseca a los suelos ácidos, característica que probablemente sea la causa del mayor desempeño general del triticale en ambientes de suelos ácidos.

La resistencia del triticale a enfermedades tales como la roya y los carbonos ha constituido otra ventaja, sobre todo en zonas altas. Su mayor resistencia a *Septoria tritici* es muy conveniente en zonas en que la enfermedad reduce el rendimiento.

## 2.9 TRIGO.

Como todos los cultivos el trigo se derivó de ancestros silvestres mediante un proceso de domesticación realizado por el hombre que probablemente se inicio en el periodo neolítico en el curso bajo del Río Nilo. El primer trigo que se cultivó parece haber sido *Triticum monococcum* (diploide y comúnmente llamado carraón) del cual se originaron, posteriormente, los trigos duros tetraploides (*Triticum turgidum* spp. *dicoccum*) y los harineros hexaploides (*Triticum aestivum*) (Martín *et al.*, 1976; Briggles, 1980).

El área de cultivo de trigo ocupa una extensión superior a 240 millones de hectáreas en el mundo, siendo una superficie mayor que la que ocupa cualquier otro cultivo.

Dado que es uno de los alimentos básicos más importantes del mundo, el trigo se consume en muchas formas. Su uso más importante es la fabricación de harina que se emplea en la panificación. El trigo es también una fuente comercial de almidón y se usa en una gran variedad de

industrias, desde el procesamiento de alimentos hasta la fabricación de papel, desde la lavandería hasta la perforación de pozos petroleros.

<b>REINO</b>	<b>VEGETAL</b>
<b>DIVISION</b>	<b>TRACHEOPHYTA</b>
<b>SUBDIVISION</b>	<b>PTEROPSIDAE</b>
<b>CLASE</b>	<b>ANGIOSPERMA</b>
<b>SUBCLASE</b>	<b>MONOCOTILEDONEA</b>
<b>GRUPO</b>	<b>GLUMIFLORA</b>
<b>ORDEN</b>	<b>GRAMINALES</b>
<b>FAMILIA</b>	<b>GRAMINAE</b>
<b>TRIBU</b>	<b>TRITICEAE</b>
<b>GENERO</b>	<i>Triticum</i>
<b>ESPECIE</b>	<i>aestivum</i>

**CUADRO 5.** Clasificación taxonómica del Trigo  
(tomado de Cruz, 1994).

Este cultivo tiene altos rendimientos bajo condiciones de riego como de temporal, además de poseer mayor cantidad de proteínas y precio menor que el maíz (SARH, 1992; Ruiz, 1994).

### 3. OBJETIVOS

#### 3.1 OBJETIVO GENERAL.

DETERMINAR LA ACTIVIDAD FOSFATASICA RADICAL Y EVALUAR EL PORCENTAJE DE INFECCION MVA EN GENOTIPOS DE TRIGO (*Triticum aestivum* L.) Y TRITICALE (*X Triticosecale Wittmack*), COMO RESPUESTA A DIFERENTES NIVELES DE FOSFORO.

#### 3.2 OBJETIVOS PARTICULARES:

-EVALUAR LA DIFERENCIA DE ACTIVIDAD FOSFATASICA RADICAL Y DETERMINAR EFICIENCIA DE EXTRACCION DE FOSFORO EN TRIGO Y TRITICALE.

-EVALUAR EL PORCENTAJE DE INFECCION DE MVA EN DIFERENTES GENOTIPOS DE TRIGO Y TRITICALE.

-DETERMINAR LA INTERACCION QUE EXISTE ENTRE EL PORCENTAJE DE INFECCION DE MVA CON LA ACTIVIDAD FOSFATASICA.

#### 4. HIPOTESIS

-EN CONDICIONES DE ESTRES NUTRIMENTAL POR DEFICIENCIA DE FOSFORO LOS GENOTIPOS DE TRITICALE PRESENTAN MAYOR EFICIENCIA DE ABSORCION DE ESTE ELEMENTO Y MAYOR ACTIVIDAD FOSFATASICA QUE EL TRIGO.

-DEBIDO AL PARENTESCO GENETICO QUE POSEEN, EL PORCENTAJE DE INFECCION DE MVA EN TRIGO Y TRITICALES ES IGUAL.

-EXISTE UNA RELACION ENTRE EL PORCENTAJE DE INFECCION POR MVA (PI) Y LA ACTIVIDAD FOSFATASICA (AF), EL AUMENTO EN PI RESULTA EN UN INCREMENTO EN AF.

## 5. MATERIAL Y METODOS

Con la finalidad de alcanzar los objetivos planteados y confrontar el juego de hipótesis se realizó la investigación en un invernadero del Centro Internacional de Mejoramiento de Maíz y Trigo (CIMMYT) en El Batán, Texcoco, México.

Se probaron cuatro genotipos de Triticale; Rhino, 1D(1R), 2D(2R) y 6D(6A) y cuatro genotipos de Trigo: PGO-SERI, ROLLER, ATILA y TURACO; dos condiciones de suelo y tres niveles de fósforo con cuatro repeticiones de cada tratamiento en un arreglo factorial sobre un diseño completamente al azar.

Se utilizaron macetas con capacidad de tres kilogramos, con aplicación de 0, 40 y 80 Kg/ha de fósforo como superfosfato triple de calcio. Se aplicó una dosis constante de nitrógeno para todos los tratamientos, 150 Kg/ha en forma de urea.

Para evaluar la respuesta del trigo y triticale ante la presencia de MVA se utilizaron dos condiciones de suelo, con tratamiento (-MVA) y sin tratamiento (+MVA) de eliminación de estructuras fúngicas potencialmente infectivas de los hongos MVA. El suelo empleado es clasificado como Andisol, proveniente de Pátzcuaro, Michoacán.

Para la eliminación de éstas estructuras fúngicas del suelo, se sometió a calentamiento a 90°C durante 48 horas, se dejó enfriar 24 horas y al término de este tiempo nuevamente se elevó la temperatura a 90°C por 24 horas. Finalmente, previo a la siembra se mantuvo a temperatura ambiente durante 7 días.

Las macetas utilizadas para la siembra con suelo tratado (-MVA) fueron desinfectadas con etanol al 96%. A todas las macetas se les adicionó 2.9 Kg de suelo.

La actividad microbiana (con excepción de los hongos micorrízicos) del suelo con tratamiento, fue restaurada por inoculación de las unidades experimentales mediante aplicación de 200 ml de una solución de contenido microbiano preparada con 5 Kg de suelo, a los que se adicionaron 20 lt de

agua, se agitó fuertemente para preparar la solución y se dejó reposar durante 24 hrs. Al término de este tiempo se filtró por medio de un tamiz con malla de 45  $\mu\text{m}$  para impedir el paso de esporas y micelio de MVA. La inoculación bacteriana se realizó tanto en las macetas con suelo tratado como en aquella con suelo no tratado (Manske, 1994).

La aplicación de fósforo se realizó a la siembra y la de nitrógeno se dividió en dos periodos, la primera de 50 Kg/ha en la siembra.

Se sembraron 10 semillas por unidad experimental y se regaron con agua destilada todos los días. Las macetas se colocaron en grupos de 24 en forma alternada respecto a su condición de tratamiento (suelo tratado o no tratado), separados mediante plástico, para evitar la infección en macetas con suelo tratado (-MVA), y homogeneizar el ambiente de los tratamientos en el invernadero.

A tres semanas de la siembra se llevó a cabo un aclareo para dejar seis plántulas y se completó la dosis de nitrógeno a 150 Kg/ha; 60 días después, las plantas se encontraban en estado fenológico de antesis tiempo en el cual se efectuó la cosecha.

Se cortaron las plantas al nivel del nudo principal para separar parte aérea, se pesaron y se secaron en estufa a 60°C hasta alcanzar peso constante. Las macetas aún conteniendo a las raíces se sometieron a un lavado con agua para eliminar el suelo. Las raíces se lavaron con agua corriente y finalmente con agua destilada, se pesó el total de las raíces obtenidas y se dividió en dos partes, para estudio de actividad fosfatásica ácida y para determinar el porcentaje de infección con MVA. La mitad de las raíces totales homogeneizadas para el estudio de la enzima fueron secadas con papel, luego envueltas en papel aluminio, se sumergieron en nitrógeno líquido por dos minutos y se conservaron en un refrigerador a -80°C

La parte de raíces, asignadas para estudiar la infección MVA, se almacenaron en alcohol etílico al 60% y se refrigeraron a 4°C.

### 5.1 ACTIVIDAD FOSFATASICA.

La actividad fosfatásica en raíz fue evaluada mediante el método del p-Nitrofenilfosfato que originalmente se usa para medir la actividad fosfatásica en suelos (Tabatai y Brenner, 1969; modificado y adaptado para tejido vegetal por Cruz Flores, 1994).

Procedimiento:

- A) Pesar 0.1 g de raíz previamente lavada con agua destilada. El lavado debe ser rápido.
- B) Agregar 2 ml de Buffer Universal Modificado (MUB) pH 6.5 y macerar la raíz utilizando arena de cuarzo.
- C) Tomar 0.3 ml del homogenizado de raíz.
- D) Tapar e incubar agregando 4 ml de MUB pH 6.5 y 1 ml de p-Nitrofenilfosfato (0.003 M). La incubación se hace en Baño María a 37°C durante 30 min.
- E) Concluida la incubación se agrega rápidamente 1 ml de cloruro de calcio 0.5 M y 4 ml de hidróxido de sodio 0.5 M.
- F) Agitar y filtrar la suspensión.
- G) La solución se lee en el espectrofotómetro a 400 nm.

*Curva de Calibración*

- a) Se toman alícuotas de 0, 1, 2, 3, 4 y 5 ml de solución estándar de P-Nitrofenol 0.007 M y se ajustan los volúmenes de cada una hasta 5 ml, agregando agua destilada.
- b) Se procede igual que las muestras desde la incubación.

### 5.2 DETERMINACION DE LA INFECCION MICORRIZICA

Para determinar y cuantificar la infección de MVA, es necesario hacer observaciones al microscopio. Así, las raíces en estudio deben ser sometidas al proceso de tinción mediante el método de Trypan Blue, en el cual el contenido celular de las raíces es removido y las estructuras del hongo aparecen en color azul (Phillips y Hayman, 1970; modificado por Manske, 1994).

Procedimiento:

- A) Tomar una muestra homogénea de raíz y sumergirlas en KOH al 10% durante aproximadamente 12 horas (una noche), en refrigeración.



- B) Lavar las muestras con agua corriente fría.
- C) Introducir las muestras en solución de HCl 1:4 durante 8 min.
- D) Lavar con agua corriente
- E) En un baño María a 93°C se colocan las raíces en solución de Trypan Blue durante 8 minutos.
- F) Concluido el tiempo se vuelven a lavar con agua corriente fría.
- G) Las muestras se someten por 6 minutos a una solución de Lactoglicerina sobre un baño María a 93 °C.
- H) Lavar con agua corriente fría.
- I) Guardar cada muestra teñida en cajas Petri con un poco de agua y en refrigeración.

### 5.3 VARIABLES.

Los parámetros morfofisiológicos evaluados fueron los siguientes:

A. Peso fresco de parte aérea (**PTF**), de raíz (**PRF**) y peso seco de parte aérea (**PTS**).

B. Longitud radicular total (**LR**). Este parámetro se calculó mediante el método de las intersecciones utilizado por Tennant (1976). La muestra homogeneizada de raíz se corta en secciones de aproximadamente 1 cm de largo. Se toma una submuestra de 0.10-0.11 gramos y se coloca en una caja Petri cuadrículada (cada cuadro con 1 cm por lado). Se adiciona suficiente agua para cubrir parcialmente las raíces y se agita para obtener una buena distribución. Las intersecciones entre raíces y líneas se cuentan horizontal y verticalmente, el valor obtenido se sustituye en la fórmula:

$$\text{LR (cm)} = \frac{\text{PRF}}{\text{PESO SUBMUESTRA}} \times \text{NUMERO DE INTERSECCIONES}$$

C. Porcentaje de infección micorrízica (**PI**). En cajas Petri cuadrículadas (1 cm por lado) se colocaron raíces teñidas, se contaron al azar 100 intersecciones raíz-línea diferenciando las infectadas (se observaron vesículas y arbusculos en microscopio estereoscópico a 60X de

ampliación; Manske, 1994; Rajapakse y Miller, 1994) de las que no lo estaban y se calculó el porcentaje con la fórmula (Marsh, 1971):

$$PI = \frac{\text{No. DE INTERSECCIONES CON RAICES INFECTADAS}}{\text{No. TOTAL DE INTERSECCIONES}} \times 100$$

D. Longitud radicular infectada (**LRI**). Parámetro calculado a partir de la siguiente fórmula (Manske, 1994):

$$LRI = LR \times PI$$

E. Actividad fosfatásica radicular (**AF**).

F. Concentración de fósforo en parte aérea (**CONCP**). Se determinó porcentaje de fósforo en parte aérea, mediante una extracción química en digestión triácida ( $HNO_3-H_2SO_4-HClO_4$  proporción 10:2:1.5) y determinado por el método del Vanadato-Molibdato (Alcantar *et al.*, 1992).

G. Acumulación o extracción de fósforo en parte aérea (**ACUMP**). Se calculó mediante la siguiente operación:

$$ACUMP = \frac{CONCP \times PTS}{100}$$

H. Radio radicular (**RR**). Giovanneti y Mosse (1980) utilizaron la siguiente fórmula para calcular el radio medio en raíces de diversas especies vegetales:

$$RR = \sqrt{\frac{PRF}{(LR) (\pi)}} \times 1000$$

I. Eficiencia en obtención de fósforo (**E**). Se obtiene a partir de ACUMP dividido entre la longitud radicular total, y el resultado multiplicado por mil (Manske, 1994).

$$E = \frac{ACUMP}{LR} \quad X \quad 1000$$

J. Eficiencia en utilización de fósforo (**IE**). Es la relación entre el peso seco de parte aérea y la concentración del fósforo en el tejido, en la que, concentración es el inverso de la relación de eficiencia (Furlani y Filho, 1990, citados por Manske, 1994).

$$IE = \frac{PTS^2}{ACUMP}$$

Con la finalidad de caracterizar el suelo utilizado se determinaron algunas propiedades químicas del suelo sin tratamiento (+MVA) y con tratamiento (-MVA) (Cuadro 6).

Los métodos usados para las propiedades determinadas fueron: el pH se determinó con potenciómetro, electrodo de vidrio (Corning), en agua (relación suelo-agua 1:2) y en cloruro de calcio 0.01 M (relación suelo-CaCl<sub>2</sub> 1:2); fósforo extractable Olsen; porcentaje de materia orgánica por el método de digestión húmeda de Walkley y Black (1934); nitrógeno total por el método de Kjeldhal modificado por Bremner (1965); capacidad de intercambio catiónico total (CICT) por el método del acetato de amonio 1N pH 7; magnesio y potasio por flamometría (extractados con Ac. de Amonio 1N pH 7); y hierro, manganeso, zinc, cobre y aluminio extractados con DTPA y determinados por Espectroscopía de Absorción Atómica.

CONDICION DE SUELO	pH H <sub>2</sub> O	pH CaCl <sub>2</sub>	P Olsen (ppm)	M.O. (%)	N (%)	Mg (ppm)	K (ppm)
-MVA	6.2	5.8	7.1	8.98	0.468	152	345
+MVA	6.0	5.7	6.8	8.92	0.450	134	315

CUADRO 6. Propiedades químicas del suelo en estudio.

CONDICION DE SUELO	C.I.C.T. (meq/100g)	Fe (ppm)	Mn (ppm)	Zn (ppm)	Cu (ppm)	Al (ppm)
-MVA	29.43	20.6	7.5	0.6	1.0	2.6
+MVA	29.31	16.3	3.3	0.3	0.6	1.6

CUADRO 6 (continuación). Propiedades químicas del suelo en estudio.

El suelo utilizado es ligeramente ácido, deficiente en fósforo, extremadamente rico en materia orgánica, rico en nitrógeno, sin deficiencias en magnesio, potasio o alguno de los microelementos y no hay toxicidad por aluminio.

Los dos tipos de suelo utilizados (+MVA y -MVA) presentan iguales características químicas, aún después del tratamiento al que fue sometido uno de ellos.

## 6. RESULTADOS Y DISCUSION.

Con el fin de establecer un criterio de comparación, los valores obtenidos en el suelo sometido a tratamiento fue tomado como control, así a los valores estimados en las variables evaluadas para esta condición de suelo, se asignó el valor de 100% en términos de respuesta en todas las variables. De igual forma dentro de cada condición de suelo, el nivel 0 KgP/ha es tomado como el testigo.

### 6.1 PESO SECO DE PARTE AEREA (PTS).

La respuesta de trigo y triticale en producción de biomasa expresada como peso fresco y seco de parte aérea es muy similar por lo que sólo se discute la variable peso seco.

El peso seco de parte aérea es en promedio superior en más de 40% en genotipos en condición de suelo tratado respecto a aquél del que no lo estaba, con alta significancia estadística (Cuadro 7). En el intervalo estudiado, el PTS es proporcional a la dosis de fósforo adicionado, con valores hasta 100% mayores los que crecen en la dosis de P equivalente a 80 Kg/ha respecto al testigo. Al

comparar **PTS** entre especies el valor más alto es para triticales, que superan hasta en 24% a los trigos (ANOVA, APENDICE; Cuadro 7).

Al evaluar el **PTS** y considerar ambas condiciones de suelo y las tres dosis de fósforo, los triticales alcanzan siempre los mayores valores (Cuadro 8). El incremento relativo expresado en porcentaje respecto al testigo, puede considerarse como una aproximación de eficiencia de los genotipos de las dos especies al crecer en una u otra condición de suelo; de este modo los trigos son menos eficientes en su crecimiento ante la condición de suelo tratado (-MVA) (Cuadro 8).

		PTS (g/TRATAMIENTO)	
CONDICION DE SUELO	-MVA	2.00	B
	+MVA	2.84	A
DOSIS(KgP/Ha)	0	1.91	C
	40	2.39	B
	80	2.95	A
ESPECIE	TRIGO	2.16	B
	TRITICALE	2.68	A

Tukey  $\alpha=0.01$

CUADRO 7. Peso seco de parte aérea en condición de suelo, dosis de fósforo y especie (g/tratamiento).

ESPECIE	SUELO -MVA	SUELO +MVA	INCREMENTO RELATIVO (%)
TRIGO	1.66	2.66	60.2
TRITICALE	2.35	3.02	28.5

$\alpha=0.01$

CUADRO 8. Peso seco de parte aérea en trigo y triticale en las dos condiciones de suelo (g/tratamiento).

Con este mismo criterio, se calculó el porcentaje relativo de incremento cuando se aplican 40 Kg/ha y 80 Kg/ha de fósforo en las dos condiciones de suelo (Fig. 4). Los cambios denotan el grado de estrés y el comportamiento a la adición de fósforo. En suelo +MVA, los bajos porcentajes de incremento se explican no sólo como respuesta a la adición del fertilizante sino también como función de eficiencia en obtención y uso del elemento, que confiere a las plantas la presencia de la simbiosis con hongos micorrízicos V-A y longitud radicular que son mayores en esta condición de suelo, y que se corrobora con el valor de correlación altamente significativa de estas dos variables con **PTS**.

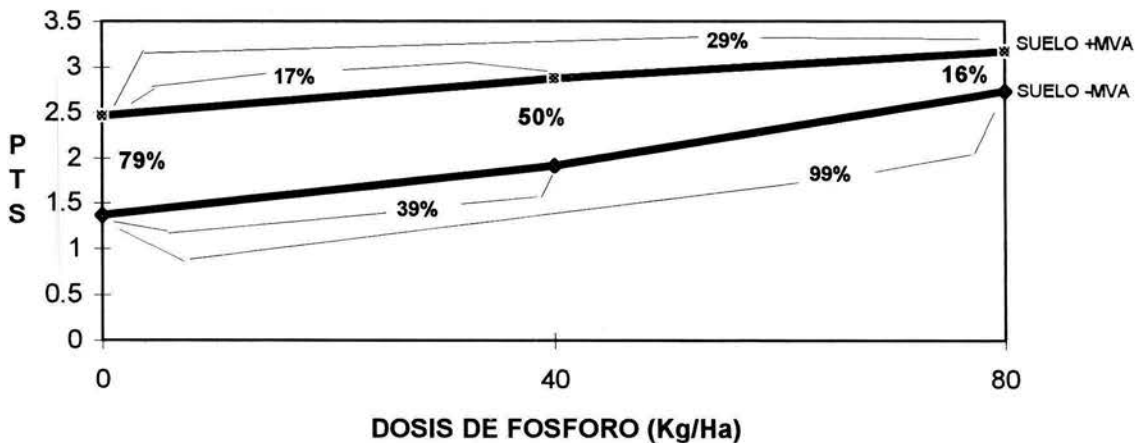


FIGURA 4. Efecto de fósforo sobre PTS e incremento relativo en las dos condiciones de suelo (g/tratamiento)

En la Figura 4 se observa que el **PTS** en el nivel 0 KgP/ha para suelo +MVA es 79% superior al correspondiente a su equivalente en suelo -MVA. Con aplicación de 40 KgP/ha, el **PTS** de la condición +MVA supera al de la -MVA en 50% y en 80 KgP/ha, sólo 16%. Esto indica que las plantas que crecieron en suelo -MVA y bajo carencia de fósforo tienen muy poco acceso al elemento contenido naturalmente en el suelo, lo que se refleja como una fuerte restricción en crecimiento, expresado como **PTS**, y además, al adicionar de 40 y 80 KgP/ha, en suelo -MVA, no se logra que el **PTS** sea cercano al testigo correspondiente para suelo +MVA. Se sabe que el potencial de exploración física del suelo de 1 cm de raíz sin micorriza puede ser incrementado de 5 a 200 veces en presencia de la simbiosis (Sieverding, 1991), su eliminación disminuye la obtención

de fósforo e impide mayor producción de **PTS**, aun con adición del elemento al suelo. Por otro lado en suelo +MVA la adición de 80 KgP/ha no incrementa significativamente el valor de **PTS**. Al tomar en consideración la interacción condición de suelo, nivel de fósforo y especie, los valores más altos en **PTS** son para los triticales (Cuadro 9).

Los trigos muestran menor crecimiento en condición -MVA de suelo, ya que ante carencia de P (Cuadro 9) tienen un valor de **PTS** aproximadamente 115% menor que en suelo +MVA, a diferencia de los triticales que presentan un **PTS** 54% menor. Con 80 KgP/ha, los triticales en suelo +MVA sólo están 11% arriba de los de suelo -MVA, y en el caso de trigos tal diferencia es del 24%. De los resultados de **PST** en ambas condiciones de suelo se deduce que los trigos reciben mayor beneficio de la simbiosis que los triticales, aunque se ha reportado que el trigo es simbionte facultativo (Bolan, 1991; Sieverding, 1991) (Cuadro 9).

DOSIS (KgP/Ha)	TRIGO SUELO -MVA	TRIGO SUELO +MVA	INCREMENTO RELATIVO (%)
0	1.14 B	2.44 B	115
40	1.48 B	2.61 BA	76
80	2.35 A	2.92 A	24

Tukey  $\alpha=0.01$ Tukey  $\alpha=0.05$ 

DOSIS (KgP/Ha)	TRITICALE SUELO -MVA	TRITICALE SUELO +MVA	INCREMENTO RELATIVO (%)
0	1.60 C	2.47 B	54
40	2.34 B	3.13 A	34
80	3.12 A	3.45 A	11

Tukey  $\alpha=0.01$ Tukey  $\alpha=0.05$ 

CUADRO 9. Peso seco de parte aérea en trigo y triticales en diferente condición de suelo y dosis de fósforo (g/tratamiento).

Ante carencia (0 KgP/ha) y baja disponibilidad de fósforo (40 KgP/ha), el **PTS** de triticales es mayor que en trigos en ambas condiciones de suelo, sin embargo el trigo Attila tiene un valor alto

en suelo +MVA. En éste, al aplicar 40 KgP/ha, los triticales Rhino y 1D(1R) presentan los mayores valores que superan a los genotipos 2D(2R) y 6D(6A) en 24% y a los trigos hasta en 87% de su valor. Con 80 KgP/Ha en las dos condiciones de suelo, los triticales también tienen, los valores más altos de **PTS**.

Los genotipos menos eficientes ante carencia de fósforo para las dos condiciones de suelo son los trigos Pgo-seri y Turaco y el triticales 6D(6A) para suelo +MVA, ya que presentan el menor peso seco de parte aérea en el testigo, pero son genotipos de alta respuesta ya que aumentan su **PTS** en 89 y 42% respectivamente al aumentar la dosis de fósforo en suelo -MVA (Cuadro 10).

GENOTIPO	SUELO -MVA [DOSIS DE P (Kg/Ha) ]			SUELO +MVA [DOSIS DE P (Kg/Ha) ]		
	0	40	80	0	40	80
PGO-SERI	0.84	1.59	1.99	2.33	2.84	3.11
ROLLER	1.47	1.71	2.55	2.42	2.49	2.47
ATTILA	1.35	1.33	2.88	3.17	3.25	3.65
TURACO	0.90	1.28	1.98	1.85	1.86	2.46
RHINO	1.69	2.54	3.27	2.39	3.47	3.92
1D(1R)	1.61	2.36	2.19	2.70	3.36	3.49
2D(2R)	1.31	1.86	3.96	2.48	2.90	3.39
6D(6A)	1.78	2.60	3.05	2.33	2.79	2.99

CUADRO 10. Peso seco de parte aérea de genotipos de trigo y triticales en diferente condición de suelo y dosis de fósforo (g/tratamiento).

De acuerdo con los resultados obtenidos el **PTS** recibe influencia importante tanto de condición de suelo (-MVA y +MVA) y dosis de fósforo, como de especie (trigo o triticales) y genotipo con alta significancia estadística (ANOVA, APENDICE).



### 6.2 CONCENTRACION DE FOSFORO EN PARTE AEREA (CONCP).

La concentración de fósforo en parte aérea es mayor en la condición -MVA que en la +MVA, con alto nivel de significancia y aumenta conforme se incrementa la dosis de fósforo, con valor ligeramente mayor en triticales que en trigo (ANOVA, APENDICE; Cuadro 11).

Jungk y Barber (1974) ya habían observado que para plantas de maíz y cebada, éstas absorbían y translocaban más fósforo cuando crecían en un medio deficiente en el elemento, que cuando lo hacían con suficiencia.

		CONCP(%)	
CONDICION DE SUELO	-MVA	0.181	A
	+MVA	0.166	B $\alpha=0.01$
DOSIS(KgP/Ha)	0	0.164	B
	40	0.177	A
	80	0.179	A $\alpha=0.05$
ESPECIE	TRIGO	0.171	
	TRITICALE	0.175	

CUADRO 11. Concentración de fósforo en parte aérea en condición de suelo, dosis de fósforo y especie (%).

Aún cuando la razón de crecimiento es más baja que la razón de suministro de fósforo, la acumulación puede ocurrir en tejido vegetal (Bolan, 1991). El menor crecimiento y mayor concentración de fósforo en plantas que crecieron en suelo -MVA puede deberse, entre otras razones, a que las plantas en condiciones de estrés nutricional almacenan el elemento para "tratar" de asegurar la terminación de su ciclo de vida (Tinker *et al.*, 1994). Así el elemento es rápidamente perdido de las hojas "viejas" de las plantas que crecen con un adecuado suministro del elemento, mientras que para las que crecen con deficiencia de éste, que lo retranslocan hacia

las partes “jóvenes”. Además se ha observado que la deficiencia de fósforo causa una marcada reducción en la fotosíntesis por lo que el carbón se utiliza en otros procesos metabólicos y no en crecimiento de tejido vegetal (Bouma, 1983). Bolan (1991), menciona que la disminución en la concentración de fósforo en tejido vegetal en las plantas micorrizadas, que en las que no lo están, puede deberse, a que las MVA incrementan la obtención de otros nutrimentos del suelo lo que produce algún proceso de “dilución de fósforo” dentro de la planta por aumento en su razón de crecimiento. También se ha mencionado, aunque no existe mucha evidencia, que además de mejorar la obtención de fósforo, las MVA mejoran su utilización dentro de la planta.

Debido a que por diversos factores la razón de crecimiento es diferente para cada genotipo de acuerdo a la condición de suelo, lo que podría originar “efecto de dilución”, la variable **CONCP** no es la mejor herramienta en la selección de genotipos eficientes en la obtención de fósforo, pero si nos ayuda a establecer intervalos de abastecimiento nutrimental.

### 6.3 ACUMULACION DE FOSFORO EN PARTE AEREA (ACUMP).

El aumento del crecimiento de la planta, resultado del incremento en suministro del elemento usualmente acompañado por su mayor obtención dentro de la planta. Como resultado de la acción de muchos factores, éste aumento se puede reflejar en un cambio de concentración del elemento en la materia seca de ésta. El propósito del análisis químico de la planta es conocer la relación entre concentración del nutrimento y crecimiento (o rendimiento), y entonces usar ésta relación en situaciones comparables para establecer el estado nutrimental de una planta o cultivo. De ésta manera el requerimiento nutrimental puede ser calculado (Bouma, 1983).

El parámetro **ACUMP** puede ser usado como una medida de la eficiencia en la utilización de fósforo.

La acumulación de fósforo en parte aérea resultó 30% superior en genotipos que crecieron en la condición +MVA de suelo a diferencia de la -MVA. De la misma forma, hay un incremento en **ACUMP** en 70% del estado de carencia al de suficiencia (80 KgP/ha). Al comparar **ACUMP** entre especies se tiene que es 23% superior en triticale que en trigo (Cuadro 12).

		ACUMP (mg/TRATAMIENTO)	
CONDICION DE SUELO	-MVA	3.65	B
	+MVA	4.71	A
DOSIS(KgP/Ha)	0	3.10	C
	40	4.20	B
	80	5.25	A
ESPECIE	TRIGO	3.74	B
	TRITICALE	4.63	A

Tukey  $\alpha=0.01$ 

CUADRO 12. Acumulación de fósforo en parte aérea en condición de suelo, dosis de fósforo y especie (mgP/tratamiento).

Para las dos condiciones de suelo, los triticales tienen, los mayores valores de **ACUMP**. Los genotipos de trigo fueron más susceptibles a la condición de suelo ya que el cambio de tratamiento de suelo implica un aumento en el 64% de su **ACUMP**, no así para los genotipos de triticales que solo lo incrementan 7% (Cuadro 13).

ESPECIE	SUELO -MVA	SUELO +MVA	INCREMENTO RELATIVO (%)
TRIGO	2.83	4.65	64
TRITICALE	4.48	4.78	7

 $\alpha=0.01$ 

CUADRO 13. Acumulación de fósforo en parte aérea de trigo y triticales en las dos condiciones de suelo (mgP/tratamiento).

La figura 5, muestra que si los trigos, crecen en condición -MVA de suelo, disminuyen hasta en 100% su valor de **ACUMP** (nivel cero de fósforo). En esta especie al aplicar 40 KgP/ha, hay un incremento del 40 y 22% de **ACUMP** para suelo -MVA y +MVA respectivamente.

En triticales las diferencias en **ACUMP** entre los dos tratamientos de suelo no son mayores a 13%, cifra que corresponde a la comparación de los testigos en una u otra condición de suelo.

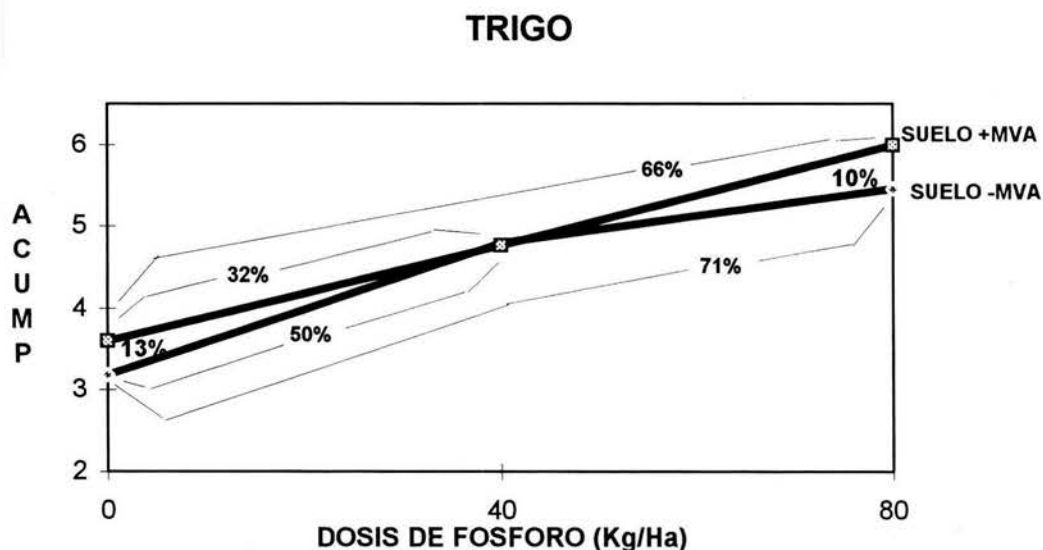
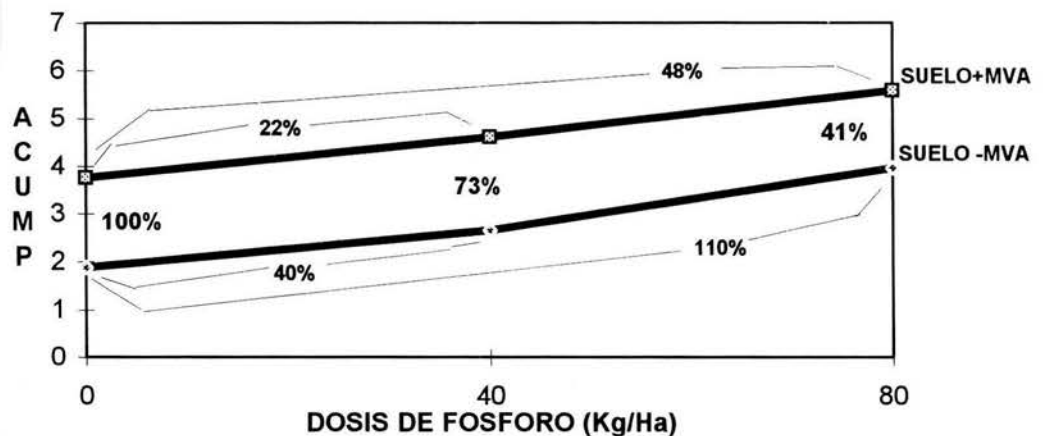


FIGURA 5. Efecto del fósforo en ACUMP e incremento relativo (%) de trigo y triticale en las dos condiciones de suelo (mgP/tratamiento).

De los trigos, Attila tiene la mayor **ACUMP**, aunque presenta mayor susceptibilidad a la condición de suelo ya que aumenta en 103% de la condición -MVA a la +MVA. Con menor

**ACUMP** Turaco con 72% de diferencia al cambiar la condición de suelo tiene el menor valor (Cuadro 14).

**SUELO -MVA**

TRIGO	ACUMP		TRITICALE	ACUMP
ATTILA	2.69	BA	RHINO	4.87
PGO-SERI	3.54	A	1D(1R)	4.07
ROLLER	2.81	BA	6D(6A)	3.93
TURACO	2.29	B	2D(2R)	5.03

Tukey  $\alpha=0.05$

**SUELO +MVA**

TRIGO	ACUMP		TRITICALE	ACUMP
ATTILA	4.93	A	RHINO	5.13
PGO-SERI	3.98	B	1D(1R)	5.22
ROLLER	5.72	A	6D(6A)	4.61
TURACO	3.96	B	2D(2R)	4.17

Tukey  $\alpha=0.01$

CUADRO 14. Acumulación de fósforo en parte aérea en genotipos de trigo y triticale en las dos condiciones de suelo (mgP/tratamiento).

Esta variable tiene correlación positiva altamente significativa con **PI**, **LR** y **LRI**.

#### 6.4 EFICIENCIA EN OBTENCION Y UTILIZACION DE FOSFORO.

##### EFICIENCIA EN OBTENCION DE FOSFORO (E).

El análisis para **E** de condición de suelo no demuestra diferencia significativa. El valor de **E** se incrementa con el aumento en la adición del elemento. Triticale supera en 21% a trigo en su valor de eficiencia para obtener fósforo (ANOVA, APENDICE; Cuadro 15).

		E ( $\mu\text{gP/cm RAIZ}$ )
CONDICION DE SUELO	-MVA	46.63
	+MVA	49.95
DOSIS(KgP/Ha)	0	46.41
	40	48.21
	80	50.26
ESPECIE	TRIGO	43.63 B
	TRITICALE	52.95 A $\alpha=0.05$

CUADRO 15. Eficiencia en obtención de fósforo en condición de suelo, dosis de fósforo y especie ( $\mu\text{gP/cm raiz}$ ).

Al considerar condición de suelo y nivel de fósforo adicionado se observa que para suelo -MVA el valor mayor en E es para el nivel 40 KgP/ha (Cuadro 16).

En secciones anteriores se mencionó que el peso seco de parte aérea, acumulación de fósforo y longitud radicular, son más altos en la condición +MVA de suelo para las dos especies pero con los mayores incrementos relativos, respecto a la condición de suelo, para trigo. En el cuadro 17 se observa que el fósforo utilizado por los trigos en la producción de materia seca de parte aérea por unidad de longitud radicular (E) es menor cuando ésta especie crece en suelo -MVA, en cambio triticales tiene mayor valor de E cuando crece en suelo -MVA.

DOSIS (KgP/ha)	SUELO -MVA	SUELO +MVA
0	43.89	48.93 BA
40	52.34	44.08 B
80	43.68	56.85 A

Tukey  $\alpha=0.05$

CUADRO 16. Eficiencia en obtención de fósforo en diferente dosis de fósforo y condición de suelo ( $\mu\text{gP/cm raiz}$ ).

Esta observaciones sugieren que en condiciones de estrés sobre crecimiento (en este caso la condición -MVA del suelo) triticales tiene una mayor respuesta. En cambio, el comportamiento de trigo reafirma la idea expuesta en secciones anteriores acerca de una menor eficiencia en la condición -MVA de suelo.

<b>SUELO -MVA</b>			
<b>ESPECIE</b>	<b>0 KgP/Ha</b>	<b>40 KgP/Ha</b>	<b>80 KgP/Ha</b>
<b>TRIGO</b>	<b>35.07</b>	<b>36.60</b>	<b>41.77</b>
<b>TRITICALE</b>	<b>52.70</b> BA	<b>68.08</b> A	<b>45.58</b> B

Tukey  $\alpha=0.05$ 

<b>SUELO +MVA</b>			
<b>ESPECIE</b>	<b>0 KgP/Ha</b>	<b>40 KgP/Ha</b>	<b>80 KgP/Ha</b>
<b>TRIGO</b>	<b>48.26</b>	<b>45.88</b>	<b>54.22</b>
<b>TRITICALE</b>	<b>49.60</b> BA	<b>42.28</b> B	<b>59.47</b> A

Tukey  $\alpha=0.05$ 

CUADRO 17. Eficiencia en obtención de fósforo en trigo y triticales en diferente condición de suelo y dosis de fósforo ( $\mu\text{gP/cm}$  raíz).

	<b><i>SUELO -MVA</i></b>	<b><i>SUELO +MVA</i></b>
<b>TRIGOS</b>	<b>E</b>	<b>E</b>
<b>PGO-SERI</b>	<b>40.30</b>	<b>41.92</b> B
<b>ROLLER</b>	<b>41.38</b>	<b>36.75</b> B
<b>ATTILA</b>	<b>33.71</b>	<b>75.56</b> A
<b>TURACO</b>	<b>35.88</b>	<b>43.58</b> B
<b>TRITICALES</b>	<b>E</b>	<b>E</b>
<b>RHINO</b>	<b>62.01</b>	<b>50.30</b>
<b>1D(1R)</b>	<b>51.97</b>	<b>53.14</b>
<b>2D(2R)</b>	<b>48.98</b>	<b>51.23</b>
<b>6D(6)</b>	<b>58.86</b>	<b>47.15</b>

Tukey  $\alpha=0.01$ 

CUADRO 18. Eficiencia en obtención de fósforo en genotipos de trigo y triticales en diferente condición de suelo ( $\mu\text{gP/cm}$  raíz).

Al considerar valores de **E** para cada genotipo en las dos condiciones de suelo, el trigo Attila incremento en 124% su valor de **E** cuando se desarrollo en suelo +MVA y al mismo tiempo es el de mayor eficiencia de los genotipos de trigo y triticale (Cuadro 18).

### EFICIENCIA EN UTILIZACION DE FOSFORO (IE).

La variable **IE** es una relación entre biomasa seca y el contenido de fósforo, donde el contenido del nutrimento es el inverso de la relación de eficiencia. De esta manera se asocia la eficiencia de utilización del nutrimento con el crecimiento de la planta (Furlani y Filho, 1990, citados por Cruz, 1994).

La eficiencia en utilización de fósforo es 47% superior en la condición +MVA de suelo respecto a la -MVA con alta significancia estadística. En cuanto a la dosis de fósforo en el nivel 80 KgP/ha se tiene el mayor valor de **IE** el cual es 40% superior al testigo. Triticale es, en promedio el de mayor valor en **IE** y supera al trigo en casi 22% (ANOVA, APENDICE; Cuadro 19).

		IE	
CONDICION DE SUELO	-MVA	1.1516	B
	+MVA	1.6969	A
DOSIS(KgP/Ha)	0	1.2247	B
	40	1.3314	B
	80	1.7166	A
ESPECIE	TRIGO	1.2830	B
	TRITICALE	1.5654	A

Tukey  $\alpha=0.01$

CUADRO 19. Eficiencia en utilización de fósforo en condición de suelo, dosis de fósforo y especie.



Al estudiar el efecto combinado de las tres fuentes de variación del cuadro anterior (condición de suelo, dosis de fósforo y especie) respecto al valor de **IE** se observa el mismo comportamiento: para las dos especies es mayor en la condición +MVA, triticale tiene los valores más altos en las dos condiciones de suelo y se incrementa con el aumento en la dosis de fósforo (Cuadro 20).

En el cuadro 20 se observa que sólo para la condición -MVA hay diferencia significativa con la adición del elemento lo que demuestra que éste fue determinante para el crecimiento y desarrollo en las dos especies. Además, de que tal diferencia sólo se hace patente con la adición de 80 KgP/ha, en el nivel 40 KgP/ha los genotipos no tienen un óptimo acceso al elemento por lo que se requiere una mayor cantidad en el medio.

Aunque hay valores muy semejante entre los genotipos de trigo y triticale sólo entre los de trigo existe diferencia significativa. De esta forma el trigo Attila y el triticale Rhino son los de mayor **IE** en promedio (Cuadro 21).

<b>SUELO -MVA</b>			
<b>ESPECIE</b>	<b>0 KgP/Ha</b>	<b>40 KgP/Ha</b>	<b>80 KgP/Ha</b>
<b>TRIGO</b>	<b>0.7389</b> B	<b>0.8490</b> B	<b>1.4657</b> A
<b>TRITICALE</b>	<b>0.8386</b> B	<b>1.1643</b> B	<b>1.8531</b> A

Tukey  $\alpha=0.01$

<b>SUELO +MVA</b>			
<b>ESPECIE</b>	<b>0 KgP/Ha</b>	<b>40 KgP/Ha</b>	<b>80 KgP/Ha</b>
<b>TRIGO</b>	<b>1.6053</b>	<b>1.4915</b>	<b>1.5478</b>
<b>TRITICALE</b>	<b>1.7160</b>	<b>1.8210</b>	<b>1.9999</b>

CUADRO 20. Eficiencia en utilización de fósforo en trigo y triticale en diferente condición de suelo y dosis de fósforo.

	SUELO -MVA	SUELO +MVA
TRIGOS	IE	IE
PGO-SERI	0.8522 B	1.5711 B
ROLLER	1.0473 BA	1.5460 B
ATTILA	1.2721 A	1.9946 A
TURACO	0.8998 BA	1.0811 C
TRITICALES	IE	IE
RHINO	1.3349	2.1060
1D(1R)	1.0608	1.6261
2D(2R)	1.5073	1.8727
6D(6A)	1.2385	1.7778

Tukey  $\alpha=0.01$ 

CUADRO 21. Eficiencia en utilización de fósforo en genotipos de trigo y triticale en diferente condición de suelo.

### 6.5 LONGITUD RADICULAR (LR).

Aunque longitud radicular, igual que otras características morfológicas de la planta, está genéticamente determinada, se encuentra influenciada por las condiciones ambientales. Frecuentemente se ha reportado que las raíces experimentan diferente elongación como mecanismo de eficiencia en obtención de algún nutrimento cuando hay carencia de él (Anuradha y Narayanan, 1991; McLughlin y James, 1991), sin embargo, esta característica se ha modificado por prácticas de mejoramiento, dado que éstas se enfocan más a estudiar la respuesta a la adición de fertilizante que al incremento de eficiencia en uso y obtención de nutrimentos del suelo (Manske y Vlek, 1994).

Los resultados obtenidos muestran que la longitud radicular de los genotipos estudiados es 23% mayor en suelo +MVA que en la condición -MVA. En cuanto a dosis de fósforo la LR se incrementa en 38% con adición de 40 KgP/ha respecto al testigo y 61% con la adición de 80 KgP/ha (ANOVA, APENDICE; Cuadro 22).

		LR (cm/TRATAMIENTO)	
CONDICION DE SUELO	-MVA	84.29	B
	+MVA	103.92	A
DOSIS(KgP/Ha)	0	70.71	C
	40	97.95	B
	80	113.66	A
ESPECIE	TRIGO	90.90	
	TRITICALE	97.31	

Tukey  $\alpha=0.01$ 

CUADRO 22. Longitud radicular en condición de suelo, dosis de fósforo y cultivo (cm).

Para condición -MVA la adición de fósforo ocasiona incremento de **LR**, en cambio para suelo +MVA disminuye cuando aumenta de 40 a 80 KgP/ha (Fig. 6). Al analizar lo anterior se propone que tal comportamiento puede ser explicado en términos de mayor eficiencia en suelo +MVA por presencia de mayor actividad de las micorrizas vesículo arbusculares.

En trigos se observa que el incremento relativo de **LR** respecto a la condición de suelo es del 59% al comparar testigos y disminuye hasta 13% en el nivel 80 KgP/ha. Para la condición -MVA la **LR** aumenta 41% con la adición de 40 KgP/ha respecto al testigo y 84% al aplicar 80 KgP/ha. En suelo +MVA, la **LR** se incrementa 31% al adicionar 40 KgP/ha y ya no hay aumento aunque se apliquen 80 KgP/ha (Fig. 6).

Para triticales, el incremento de **LR** al comparar testigos en las dos condiciones de suelo es del 16% con un máximo de 56% en el nivel 40 KgP/ha (Fig.6).

Al crecer en suelo -MVA las dos especies experimentan elongación radicular con aumento de la dosis de fósforo, sin embargo en suelo +MVA disminuye la LR en triticales al aumentar de 40 a 80 KgP/ha y en trigos permanece más o menos constante en el mismo nivel del elemento. Esto sugiere que en suelo +MVA las hifas de hongos MVA otorgan una mayor eficiencia en la obtención de fósforo para las plantas hospederas que los contienen.

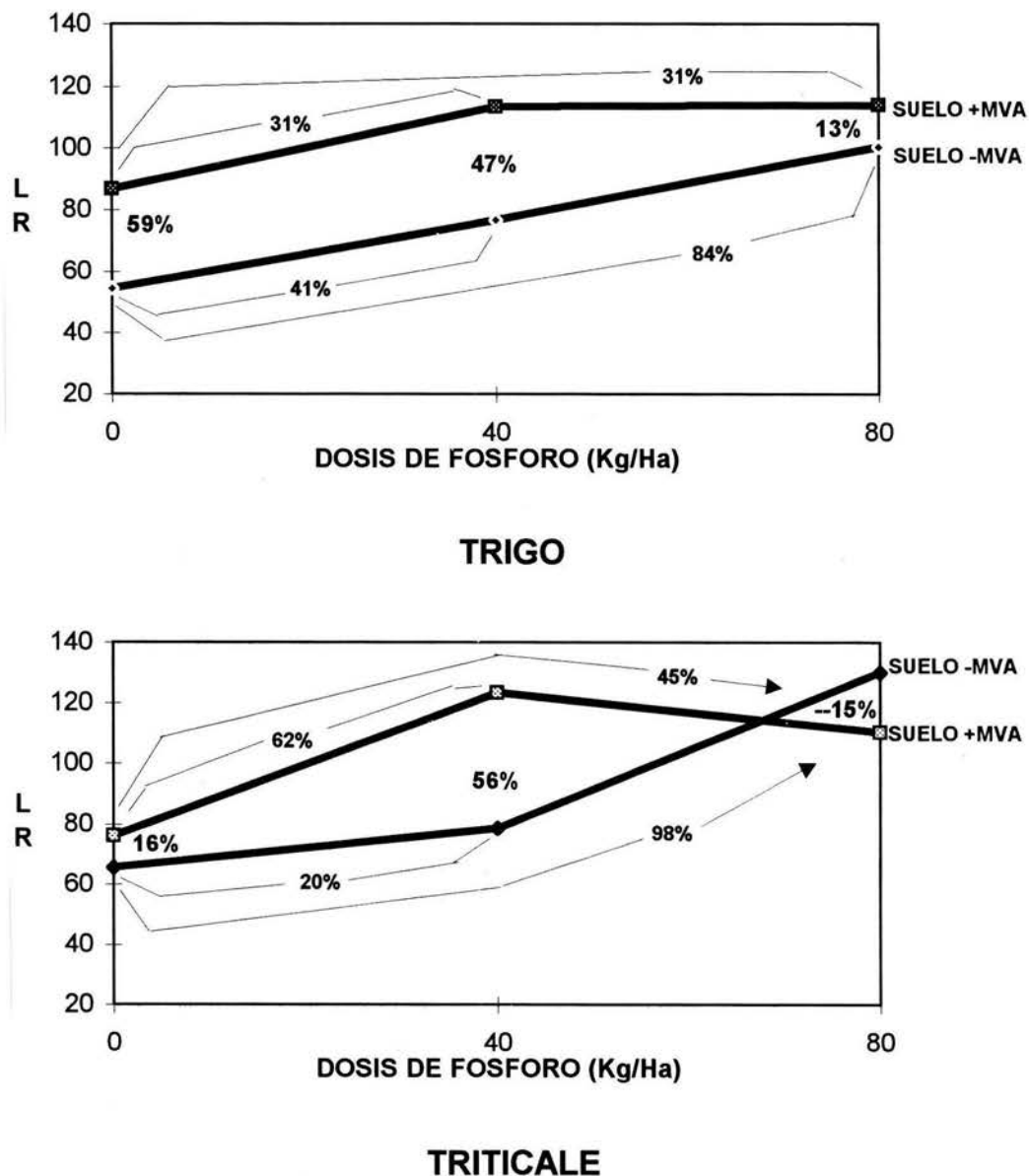


FIGURA 6. Efecto del fósforo en LR e incremento relativo (%) de trigo y triticales en las dos condiciones de suelo (cm).

	SUELO -MVA	SUELO +MVA
TRIGO	LR	LR
PGO-SERI	66.73	123.36 A
ROLLER	89.94	116.65 A
ATTILA	84.83	83.79 B
TURACO	64.48	94.13B A
TRITICALE	LR	LR
RHINO	85.17	112.19
1D(1R)	84.68	104.09
2D(2R)	92.53	96.35
6D(6A)	103.30	100.14

ANOVA  $\alpha=0.05$ Tukey  $\alpha=0.05$ 

CUADRO 23. Longitud radicular en genotipos de trigo y triticales en las dos condiciones de suelo (cm).

En suelo -MVA, el trigo Roller tiene la mayor **LR**; y de los triticales, el 6D(6A). Mientras para suelo +MVA de los trigos, PGO-SERI es el de mayor **LR** seguido de Roller y de los triticales Rhino y 1D(1R) (Cuadro 23).

El ANOVA efectuado indica que, la **LR** esta influenciada por condición del suelo, dosis de fósforo y, en menor grado, por su interacción y condición de suelo con genotipo (ANOVA, APENDICE). Asimismo se presenta una correlación positiva altamente significativa con las variables **PI**, **PTS**, **ACUMP** e **IE**.

#### 6.6 PORCENTAJE DE INFECCION MICORRIZICA V-A Y LONGITUD RADICULAR INFECTADA

El porcentaje de longitud radicular colonizada es la tradicional y más ampliamente usada medida de desarrollo de la micorriza vesículo-arbuscular. No obstante, éste es dependiente de la razón de crecimiento del hongo y de las raíces. La longitud radicular infectada proporciona una mejor medida de la mínima biomasa hongal interna (Schwab *et al.*, 1991).

**PORCENTAJE DE INFECCION MICORRIZICA (PI).**

El grado en que una planta puede ser colonizada por la micorriza vesículo arbuscular esta determinado por la especie del hospedero, hongo y condiciones ambientales. Si se evalúan diversos genotipos de hospederos con el mismo tipo de inóculo y semejantes condiciones ambientales, el porcentaje de infección micorrízica puede ser usado como medida indirecta para describir su afinidad por MVA bajo determinadas condiciones.

El tratamiento se realizó con la finalidad de eliminar toda potencial fuente infectiva de hongos MVA (esporas, hifas y raíces infectadas), con lo que se obtuvo una disminución significativa en el **PI**. El porcentaje de infección es aproximadamente 1.5 veces mayor para suelo +MVA con respecto al -MVA (ANOVA, APENDICE; Cuadro 24).

La aplicación de fósforo afecta significativamente el **PI**, así se tiene para 40 KgP/ha el mayor valor y para la dosis cero el menor.

Los triticales tienen mayor porcentaje de infección al compararlos con trigo (Cuadro 25).

		PI (%)	
CONDICION DE SUELO	-MVA	16.66	B
	+MVA	23.96	A
DOSIS(KgP/Ha)	0	17.56	B
	40	22.24	A
	80	21.13	A
ESPECIE	TRIGO	18.69	B
	TRITICALE	21.93	A

Tukey  $\alpha=0.01$ 

CUADRO 24. Porcentaje de infección micorrízica en condición de suelo, dosis de fósforo y especie.

En las tres dosis de fósforo los triticales tienen los mayores valores en **PI**, con un máximo en la dosis 40 KgP/ha. En trigos el máximo se observa en la dosis 80 KgP/ha, no obstante la razón de incremento es mayor en el cambio de dosis 0-40 que en 40-80 (Cuadro 25).

ESPECIE	DOSIS DE P (Kg/Ha)		
	0	40	80
TRIGO	15.53	19.51	21.02
TRITICALE	19.58	24.96	21.24

$\alpha=0.01$

CUADRO 25. Porcentaje de infección micorrízica de trigo y triticales en diferentes dosis de fósforo.

El **PI** para cada variedad en particular se comportó de manera semejante en las dos condiciones de suelo. De esta forma los genotipos de trigo con mayor valor en **PI** en suelo +MVA son Pgo-seri y Roller, aunque son superados por los triticales 1D(1R) y 6D(6A) que son los más altos para esta especie (Cuadro 26).

Es bien conocido el efecto que tiene el fósforo en el porcentaje de infección por MVA: al aumentar la concentración en el medio radicular disminuye el **PI**. Tal concentración está en función de la capacidad fijadora del elemento del suelo, y en relación con las diferentes especies de cultivos, con su concentración umbral de absorción.

TRIGOS	PI	TRITICALES	PI	
PGO-SERI	24.70	6D(6A)	29.34	A
ROLLER	24.48	1D(1R)	26.74	A
ATTILA	23.75	2D(2R)	23.39B	BA
TURACO	21.87	RHINO	19.41	B

Tukey  $\alpha=0.01$

CUADRO 26. Porcentaje de infección micorrízica en genotipos de trigo y triticales en suelo +MVA.

Lo anterior podría ser una de las causas de que para los triticales el máximo **PI** se observe en la dosis 40 KgP/ha y con este nivel su máxima eficiencia en uso de fósforo, y en los trigos en 80 KgP/ha, ya que su inhibición es debida primeramente a alteraciones en la fisiología del hospedero y no a el efecto del fósforo del suelo en el hongo (Schwab *et al.*, 1991). Así, en los trigos, la dosis 80 KgP/ha puede no ser suficiente para su crecimiento y desarrollo, lo que sugiere una mayor demanda interna en éstos.

### LONGITUD RADICULAR INFECTADA (LRI).

Como en el porcentaje de infección micorrízica, la **LRI** responde al tratamiento al cual fue sometido el suelo. La **LRI** fue 74% superior en plantas que crecieron en suelo +MVA a diferencia de los que crecieron en -MVA. En relación con abastecimiento de fósforo, el valor mínimo en **LRI** se tiene en el nivel cero y se incrementa 84% al aumentar a 80 KgP/ha. Al comparar la **LRI** entre especies los triticales están 20% por arriba de los trigos (ANOVA, APENDICE; Cuadro 27).

		LRI (cm/TRATAMIENTO)	
CONDICION DE SUELO	-MVA	14.60	B
	+MVA	25.45	A
DOSIS(KgP/Ha)	0	13.13	B Tukey $\alpha=0.01$
	40	22.65	A
	80	24.29	A Tukey $\alpha=0.01$
ESPECIE	TRIGO	18.23	B
	TRITICALE	21.81	A Tukey $\alpha=0.05$

CUADRO 27. Longitud radicular infectada en condición de suelo, dosis de fósforo y especie (cm/tratamiento).

Si se compara el valor de **LRI** de trigo y triticale en ambas condiciones de suelo se tiene que los trigos en suelo +MVA están 112% por arriba de los que crecieron en suelo -MVA. En cambio los



triticales desarrollan apenas 49% más **LRI** al crecer en suelo +MVA. A pesar de su menor respuesta los triticales, en las dos condiciones de suelo, desarrollan mayor **LRI** a diferencia de los trigos (Cuadro 28).

ESPECIE	SUELO -MVA	SUELO +MVA	INCREMENTO RELATIVO (%)
TRIGO	11.68 B	24.79	112
TRITICALE	17.53 A	26.10	49

Tukey  $\alpha=0.01$

CUADRO 28. Longitud radicular infectada de trigo y triticales en diferente condición de suelo (cm/tratamiento).

En suelo -MVA, el mayor incremento en **LRI** se da con 80 Kg/ha de fósforo (122%) mientras que para suelo +MVA la **LRI** es mayor en la dosis 40 KgP/ha (81%), los dos respecto al nivel más bajo del elemento (Cuadro 29).

El comportamiento de las dos especies respecto a dosis de fósforo y condición de suelo se ilustra en la Figura 7, en ella se observa que tanto en suelo -MVA como +MVA los triticales tienen los mayores valores en **LRI** a excepción del nivel 80 KgP/ha en suelo +MVA.

Si en las dos especies se comparan los valores de **LRI** de cada condición de suelo, en específico para cada nivel de fósforo, los trigos experimentan el mayor incremento relativo al cambiar de la condición -MVA a la +MVA. Ante carencia de fósforo los trigos aumentan en 186% su valor de **LRI** al cambiar de la condición -MVA de suelo a la +MVA. Mientras que los triticales tienen su mayor incremento relativo en el nivel 40 KgP/ha (116%) (Fig. 7).

La mayor elongación radical de los triticales propicia menor dependencia micorrizal para la obtención de nutrimentos, aunque experimentan una mayor **LRI**.



BIBLIOTECA  
INSTITUTO DE ECOLOGIA  
UNAM

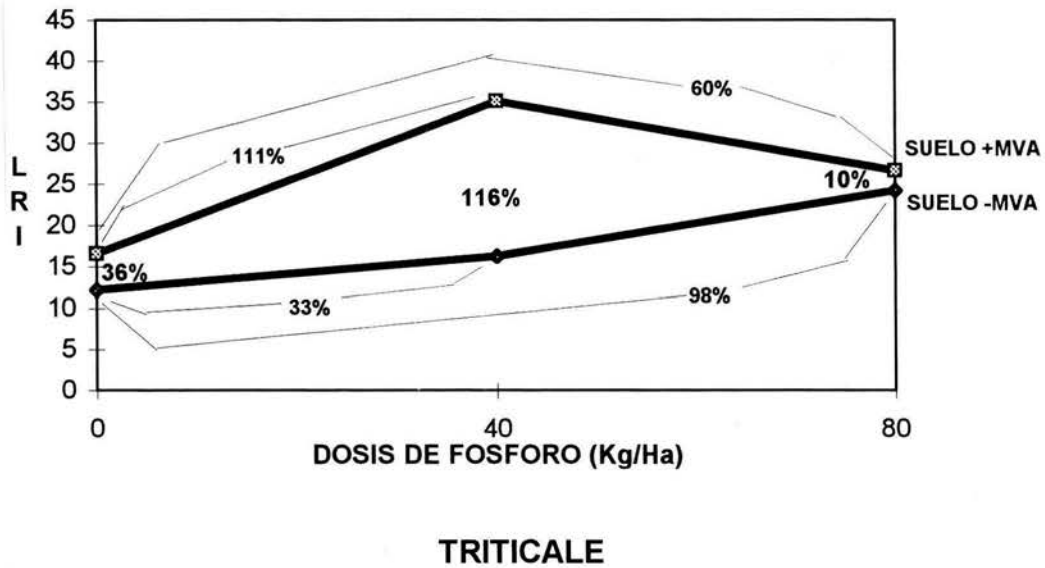
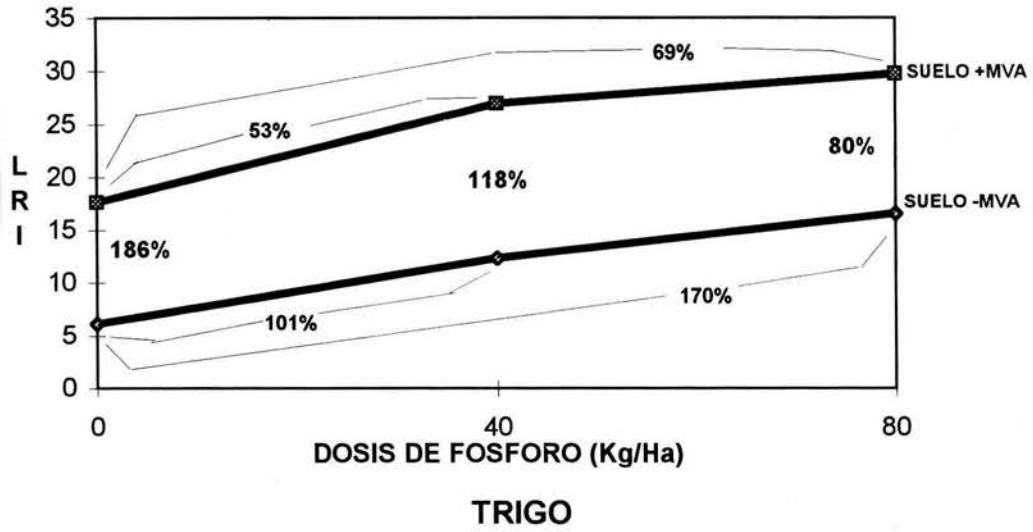


FIGURA 7. Efecto del fósforo en LRI de trigo y triticale en las dos condiciones de suelo (cm/tratamiento).

DOSIS (KgP/Ha)	SUELO -MVA		SUELO +MVA	
0	9.17	C	17.10	B
40	14.28	B	31.03	A
80	20.37	A	28.22	A

Tukey  $\alpha=0.01$

Tukey  $\alpha=0.05$

CUADRO 29. Longitud radicular infectada en diferente dosis de fósforo y condición de suelo (cm/tratamiento).

En la condición +MVA y con carencia de fósforo, el trigo Pgo-Seri y el triticale 1D(1R) tienen mayor valor de **LRI**, aunque en promedio el genotipo 6D(6A) es el más alto de los triticales. El triticale 6D(6A) tiene el mayor valor al crecer con 40 KgP/ha, a éste le sigue el trigo Pgo-Seri (Cuadro 30).

TRIGOS	[DOSIS DE P (Kg/Ha) ]			TRITICALES	[DOSIS DE P (Kg/Ha) ]		
	0	40	80		0	40	80
PGOSERI	21.58	36.72	34.55	RHINO	11.12	32.78	25.24
ROLLER	18.46	32.56	26.86	1D(1R)	21.45	34.50	27.00
ATTILA	11.65	23.13	29.23	2D(2R)	14.96	34.11	22.01
TURACO	18.72	15.48	28.57	6D(6A)	18.88	38.93	32.29

CUADRO 30. Longitud radicular infectada en genotipos de trigo y triticale suelo +MVA y diferente dosis de fósforo (cm/tratamiento).

Para los trigos la **LRI** tiene correlación positiva con **ACUMP**, sin embargo, en el caso de triticales hay mayor correlación entre las variables **ACUMP** y **LR**; de esta forma, la eficiencia de triticales para obtener fósforo del suelo depende más de su sistema radicular que de la asociación con MVA.

### 6.7 ACTIVIDAD FOSFATASICA RADICULAR (AF).

La actividad fosfatásica radicular es 19% superior en plantas que crecieron en la condición -MVA de suelo respecto a las de la +MVA, con alta significancia estadística. En cuanto a comportamiento de **AF** en diferente dosis de fósforo, ésta es significativamente mayor en 40 KgP/ha, es 15% superior que ante carencia de **P** y se mantiene constante en el nivel 80 KgP/ha. No hay diferencia significativa para **AF** entre especies. (ANOVA, APENDICE; Cuadro 31).

En el Cuadro 32, se observa, que en suelo -MVA, la **AF** de trigo es 6% superior que triticale y en suelo +MVA es triticale sólo 2% superior que trigo. Cuando el trigo crece en suelo -MVA su **AF**

es 21% mayor que cuando crece en suelo +MVA. De la misma forma, cuando triticale crece en suelo +MVA disminuye su AF en 15% respecto al -MVA.

La actividad fosfatásica de raíz en los tres niveles de fósforo estudiados es significativamente mayor en la condición -MVA de suelo respecto a aquellos de la condición +MVA (Fig. 8). En las dos condiciones de suelo la mayor AF se observa en el nivel 40 KgP/ha, para suelo -MVA 18% mayor que el nivel 0 KgP/ha y para suelo +MVA 11%. Al comparar los valores de esta variable entre los respectivos niveles de fósforo en las dos condiciones de suelo, la diferencia entre los niveles 0 KgP/ha es del 15% y permanece constante en 20% con aplicación de 40 y 80 KgP/ha (Fig. 8).

		AF ( $\mu\text{mol pNP/g mat.fresca/hr.}$ )	
CONDICION DE SUELO	-MVA	2.93	A
	+MVA	2.38	B $\alpha=0.01$
DOSIS(KgP/Ha)	0	2.48	B
	40	2.85	A
	80	2.64	BA Tukey $\alpha=0.05$
ESPECIE	TRIGO	2.69	
	TRITICALE	2.62	

CUADRO 31. Actividad fosfatásica radicular en condición de suelo, dosis de fósforo y especie ( $\mu\text{mol pNP/g mat. fresca/hr.}$ ).

ESPECIE	SUELO -MVA	SUELO +MVA	DECREMENTO RELATIVO (%)
TRIGO	3.01	2.37	21
TRITICALE	2.84	2.41	15

CUADRO 32. Actividad fosfatásica radicular de trigo y triticale en diferente condición de suelo ( $\mu\text{mol pNP/g mat. fresca/hr.}$ ).

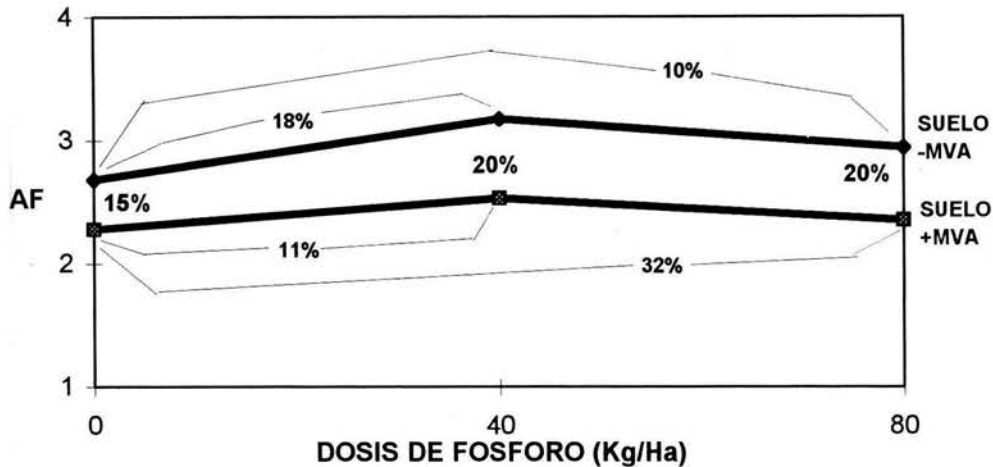


FIGURA 8. Efecto del fósforo en AF e incremento relativo (%) en las dos condiciones de suelo ( $\mu\text{mol pNP/g mat. fresca/hr}$ ).

Los resultados descritos sugieren que para las dos condiciones de suelo, tanto **AF** como **PI** reciben influencia directa del estado nutricional del fósforo en la planta. Para suelo +MVA, la presencia en las plantas de estos dos mecanismos incrementa la eficiencia de obtención del elemento, en cambio para suelo -MVA, la disminución en **PI** de las plantas es compensada, entre otros mecanismos, con un aumento en **AF**. Con el análisis de estos resultados también se observa que la presencia de las micorrizas confiere a las plantas mayor capacidad de respuesta a un estrés, por deficiencia de fósforo, que aquella debida a la producción en la raíz de la enzima fosfatasa ácida.

Se encuentra reportado que las hifas de los hongos MVA toman el fósforo inorgánico de las mismas fuentes de las cuales lo toman las plantas (Bolan, 1991; Sieverding, 1991; Manske, 1994) y que la capacidad de secretar fosfatasa ácida hacia el medio radicular es una propiedad exclusiva de éstas (Allen *et al.*, 1981; Ezawa y Yoshida, 1994). La figura 9 muestra que la **AF** es mayor, en las dos especies, en la dosis 40 KgP/ha para las dos condiciones de suelo (a excepción de trigo en suelo +MVA) lo cual coincide con los valores más altos en **PI**. Ezawa y Yoshida (1994) sugieren que la presencia de arbusculos en las células radiculares incrementa su metabolismo de lo que tal vez pueda originar un incremento en la producción de fosfatasa ácida en la raíz del hospedero.

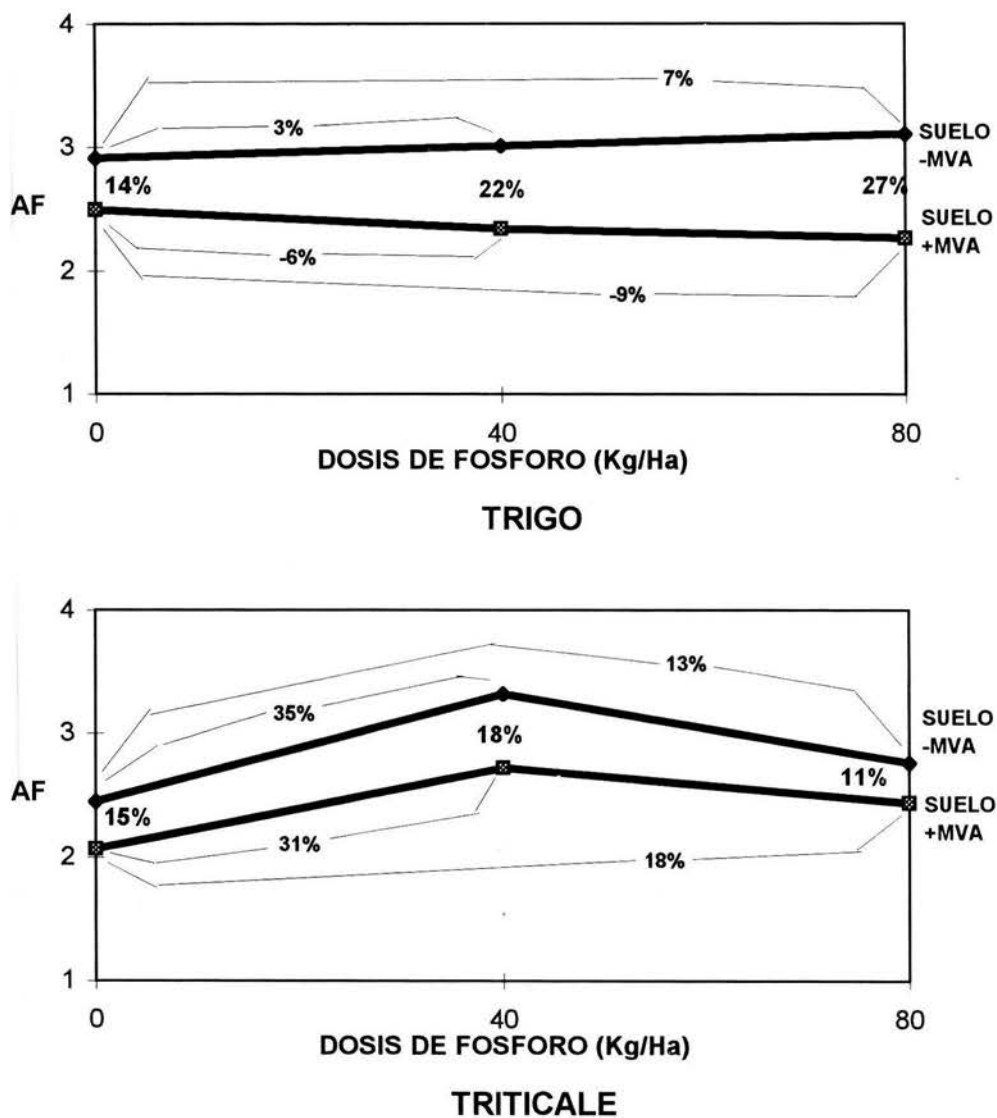


FIGURA 9. Efecto del fósforo en AF de trigo y triticale en las dos condiciones de suelo ( $\mu\text{mol pNP/g mat. fresca/hr}$ ).

La AF en trigo, dentro de las dos condiciones de suelo se mantiene constante y sin cambio significativo al aumentar la dosis de fósforo, no obstante es mayor hasta en 24% en la condición -MVA de suelo (Fig. 9).

Si se considera la aplicación de fósforo en las dos especies (Cuadro 33) la AF promedio es mayor en trigos en el nivel cero de fósforo con valores que superan hasta en 19% a triticales. Sin

embargo con 40 KgP/ha los triticales son 13% superiores que trigos y en 80 KgP/ha se comportan igual las dos especies.

ESPECIE	DOSIS (KgP/ha)		
	0	40	80
TRIGO	2.70	2.67	2.69
TRITICALE	2.26	3.02	2.60

CUADRO 33. Actividad fosfatásica radicular de trigo y triticales en diferente dosis de fósforo ( $\mu\text{mol pNP/g mat. fresca/h}$ ).

TRIGO	SUELO -MVA	SUELO +MVA
	AF	AF
PGO-SERI	3.05 BA	2.29 BA
ROLLER	3.87 A	2.95 A
ATTILA	2.73 B	2.12 B
TURACO	2.41 B	2.11 B
TRITICALE	AF	AF
RHINO	2.67	2.20
1D(1R)	3.04	2.60
2D(2R)	2.74	2.57
6D(6A)	2.93	2.26

Tukey  $\alpha=0.05$

CUADRO 34. Actividad fosfatásica radicular promedio en genotipos de trigo y triticales en las dos condiciones de suelo ( $\mu\text{mol pNP/g mat. fresca/hr}$ ).

En la condición -MVA de suelo la mayor AF corresponde para el trigo Roller que supera a Pgo-Seri y a los mayores para triticales 1D(1R) y 6D(6R) hasta en 27% (Cuadro 34). Para suelo +MVA, nuevamente Roller es el valor más alto en AF que supera hasta en 40% a los restantes

genotipos de trigo. Para triticales el genotipo 1D(1R) exhibe el mayor valor en la variable aunque está 13% por debajo de Roller (Cuadro 34).

### 6.8 RADIO RADICULAR (RR).

Este parámetro no presenta diferencia estadística al comparar condiciones de suelo y especies, no obstante recibe gran influencia de la dosis de fósforo (ANOVA, APENDICE; Cuadro 35), en relación con ésta se observa que el RR disminuye con el incremento de fósforo.

		RR ( $\mu\text{m}/\text{TRATAMIENTO}$ )
CONDICION DE SUELO	-MVA	119.49
	+MVA	120.72
DOSIS(KgP/Ha)	0	126.00 A
	40	118.48 B
	80	115.84 B Tukey $\alpha=0.01$
ESPECIE	TRIGO	119.49 B
	TRITICALE	120.76 A Tukey $\alpha=0.05$

CUADRO 35. Radio radicular en condición de suelo, dosis de fósforo y especie ( $\mu\text{m}/\text{tratamiento}$ ).

La interacción de las tres fuentes de variación anteriores (Condición de suelo \* dosis de Fósforo \* especie) origina diferencia en el RR con alta significancia estadística (ANOVA, APENDICE; Cuadro 36).



En ambas condiciones de suelo, el incremento en la dosis de fósforo en las dos especies origina una disminución en el radio radicular. La adición de fósforo provoca extensión de raíces laterales primarias y secundarias además de una mayor longitud radicular (Junk y Barber, 1974).

Se ha demostrado que la micorrización reduce el peso de la raíz, su ramificación, longitud ramificada, raíces “finas” (delgadas) y la longitud radicular total. Esto es posiblemente un efecto indirecto debido al incremento en la obtención de fósforo mediado por la micorriza (Fitter, 1977; Koide, 1985; Hetrick *et al.*, 1988; Price *et al.*, 1989; Berta *et al.*, 1990, citados por Koide, 1991).

Al comparar los resultados obtenidos en **RR** y **PI** no se observa algún patrón de correspondencia, esto es, el radio radicular no influyó en el grado de micorrización de las dos especies. Al contrario de lo anterior el **RR** fue influido por la dosis de fósforo adicionado.

	SUELO -MVA	
	TRIGO	TRITICALE
0 KgP/Ha	129.87 A	123.17 A
40 KgP/Ha	115.18 B	122.21 A
80 KgP/Ha	117.07 B	109.45 B

Tukey  $\alpha=0.05$

	SUELO +MVA	
	TRIGO	TRITICALE
0 KgP/Ha	120.90 A	130.08 A
40 KgP/Ha	119.77 A	116.75 B
80 KgP/Ha	114.13 A	122.70 BA

Tukey  $\alpha=0.05$

CUADRO 36. Radio radicular en trigo y triticale en diferente condición de suelo y dosis de fósforo ( $\mu\text{m}/\text{tratamiento}$ ).

## 7. CONCLUSIONES

El peso seco de tallos (PTS) fue mayor en la condición de suelos +MVA en un 40% respecto a la condición -MVA, siendo mayor en triticales (24%). Las variaciones en PTS tuvieron alta correlación con el porcentaje de infección endomicorrízica y longitud radical.

La acumulación de fósforo en tallos fue superior en 30% cuando las plantas crecieron en suelo sin tratamiento, en el cual los triticales superan en 23% a los trigos. La ACUMP tuvo una correlación (0.75) con la variable longitud radicular.

De acuerdo a las variables PTS y ACUMP se observó que los trigos fueron menos eficientes cuando crecieron en suelo con tratamiento.

La eficiencia en obtención de fósforo (E) es significativamente mayor en triticales, así como la eficiencia en la utilización de fósforo (IE). Estos dos parámetros están directamente influenciados por la dosis de fósforo aplicada y es mayor en condiciones de suelo sin tratamiento.

La longitud radicular (LR) fue mayor en 23% en la condición de suelo sin tratamiento (+MVA) en comparación con el tratado (-MVA). Se incrementa significativamente al aumentar la dosis de fósforo en suelo -MVA y en suelo +MVA alcanza su máximo valor a 40 KgP/ha. Ante deficiencia de fósforo la longitud radicular de trigos es ligeramente mayor que en triticales en suelo -MVA, en cambio, en suelo +MVA los triticales alcanzan mayor LR.

El porcentaje de infección micorrízica arbuscular (PI) es mayor en suelo +MVA, en triticale a la dosis de 40 KgP/ha alcanza su valor máximo y en trigos a 80 KgP/ha, aunque los triticales presentan siempre los mayores valores.

La longitud radical infectada (LRI) fue siempre mayor en triticales en las dos condiciones de suelo, presenta su máximo valor en 40 KgP/ha mientras que los trigos en 80 KgP/ha.

La actividad fosfatásica radical (AF) fue superior en suelo -MVA, alcanzando su máxima actividad en 40 KgP/ha pero no hay diferencia significativa entre los valores de AF de trigos y triticales.

El radio radical (RR) disminuye al incrementar la dosis de fósforo, sin influir en el grado de micorrización de las dos especies, triticale y trigo.

Los trigos reciben mayor beneficio de la micorrización debido principalmente a su menor longitud radical, lo cual es compensado por una mayor secreción de la enzima fosfatasa ácida ya que siempre fue mayor en los trigos cuando su sustrato carecía de fósforo. Los triticales resultaron ser más eficientes en este tipo de suelo (Andisol) por desarrollar mayor longitud radical que los trigos, independiente de su grado de micorrización.

La eficiencia de triticales para obtener fósforo del suelo depende más de su sistema radicular que de la asociación con MVA.

De entre varios mecanismos, el grado de infección micorrízica arbuscular tiene un efecto importante en la absorción de fósforo por la planta, y en su ausencia otros son activados, tal es el caso de la secreción de fosfatasa ácida radical, aunque la micorrización provee a la planta de mayores beneficios.

## 8. RECOMENDACIONES

Determinar la actividad fosfatásica de raíz y grado de micorrización, además de los parámetros aquí estudiados bajo condiciones de estrés en campo, para observar los efectos múltiples.

Diseñar experimentos conducentes a evaluar la secreción de enzima fosfatasa ácida *in vivo*, ya sea en laboratorio, invernadero o campo.

Evaluar en los genotipos estudiados la actividad micorrízica con cepas aisladas de hongos endomicorrízicos y sustratos estériles.

Diseñar experimentos dirigidos a la evaluación no sólo de la enzima fosfatasa ácida sino también de otros compuestos involucrados en la obtención de fósforo, como ácido cítrico, aminoácidos, etc.

## 9. BIBLIOGRAFIA

- ALCANTAR, G.G.; ETCHEVERS, B.J.; AGUILAR, S.A. 1992. *LOS ANALISIS FISICOS Y QUIMICOS. SU APLICACION EN AGRONOMIA*. CEDAF. CP. Montecillo, Edo. de México.
- ALLEN, B.E. 1995. *PATTERNS AND REGULATION OF MYCORRHIZAL PLANT AND FUNGAL DIVERSITY*. *Plant and Soil*. 170:447-62.
- ALLEN, F.M.; SEXTON, C.J.; MOORE, S.T.; CHRISTENSEN, M. 1981. *INFLUENCE OF PHOSPHATE SOURCE ON VESICULAR-ARBUSCULAR MYCORRHIZAE OF *Bouteloua gracilis**. *New Phytol.* 87:687-694.
- ANURADHA, M.; NARAYANAN. 1991. *PROMOTION OF ROOT ELONGATION BY PHOSPHORUS DEFICIENCY*. *Plant and Soil*. 176:273-275.
- ASCENCIO, J. 1994. *ACID PHOSPHATASE AS A DIAGNOSTIC TOOL*. *Commun. Soil Sci. Plant Anal.* 25 (9-10):1553-1564.
- AZCON, G.C.; BAREA, J.M. 1980 *MICORRIZAS*. *Investigación y Ciencia*. No. 47. 8-16
- BATTEN, D.G. 1992. *A REVIEW OF PHOSPHORUS EFFICIENCY IN WHEAT*. *Plant and Soil*. 146:163-168.
- BOLAN, N.S. 1984. *INCREASING PHOSPHORUS SUPPLY CAN INCREASE THE INFECTION OF PLANT ROOTS BY VESICULAR-ARBUSCULAR MYCORRHIZAL FUNGI*. *Soil Biology & Biochemistry*. 16(4):419-420.
- BOLAN, N.S. 1991. *A CRITICAL REVIEW ON THE ROLE OF MICORRHIZAL FUNGI IN THE UPTAKE OF PHOSPHORUS BY PLANTS*. *Plant and Soil*. 134:189-207.
- BONFANTE-FASOLO, P. 1992. *PLANT-FUNGAL INTERFACE IN VA MYCORRHIZAS: A STRUCTURAL POINT OF VIEW*. In: *MYCORRHIZAS IN ECOSYSTEMS*. READ, D.J. et al. (ed.) C·A·B INTERNATIONAL. Cambridge, United Kingdom. 340-347.

- BOUMA, D. 1983. *DIAGNOSIS OF MINERAL DEFICIENCIES USING PLANT TEST*. In: *ENCYCLOPEDIA OF PLANT PHYSIOLOGY. VOLUME 15A. INORGANIC PLANT NUTRITION*. New Series. Lauchli A.; Bielecki, R.L. (Eds.). Springer-Verlag. Heidelberg. 121-125.
- BRIGGLE, W.L. 1980. *ORIGIN AND BOTANY OF WHEAT*. In: *WHEAT. DOCUMENTA CIBA-GEIGY*. E. Häfliger (Ed.). Technical Monograph. Basle, Switzerland. 6-13.
- CALDERON, L.L.; GABRIEL, C.J. 1993. *EVALUACION DE LA INFLUENCIA DEL FOSFORO SOBRE LA ACTIVIDAD DE LA ENZIMA FOSFATASA ACIDA EN DISTINTOS GENOTIPOS DE TRIGO (*Triticum aestivum*) Y TRITICALE (*X Triticosecale Wittmack*)*. Tesis de Licenciatura. Facultad de Estudios Superiores Zaragoza. UNAM. México. 1-20.
- CAPACCIO, L.C.M.; CALOW, J.A. 1982. *THE ENZYMES OF POLYPHOSPHATE METABOLISM IN VESICULAR-ARBUSCULAR MYCORRHIZAS*. *New Phytol.* 91:81-91.
- COX, J.C.; MORAN, K.J.; SANDERS, F.E.; NOCKOLDS, C.; TINKER, P.B. 1980. *TRANSLOCATION AND TRANSFER OF NUTRIENTS IN VESICULAR ARBUSCULAR MYCORRHIZAS. III. POLYPHOSPHATE GRANULES AND PHOSPHORUS TRANSLOCATION*. *New Phytol.* 84:649-659.
- CRESS, W.A.; THRONEBERRY, G.O.; LINDSAY, D.L. 1979. *KINETICS OF PHOSPHORUS ABSORPTION BY MYCORRHIZAL AND NON-MYCORRHIZAL TOMATO ROOTS*. *Plant Physiol.* 64:484-487.
- CRUSH, J.R. 1973. *THE EFFECT OF RHIZOPHAGUS TENIUS MYCORRHIZAS ON RYEGRASS, COCKSFOOT AND SWEET VERNAL*. *New Phytol.* 72:965-973.
- CRUZ, F.G. 1994. *EVALUACION DE LA ABSORCION DE FOSFORO DE DIFERENTES GENOTIPOS DE TRITICALE (*X Triticosecales Wittmack*) EN SUELOS CON DIFERENTE CAPACIDAD DE FIJACION DE FOSFORO*. Tesis de Maestría en Ciencias. C.P. Chapingo, Méx. 4-20.

- DEXHEIMER, J.; TURNAU, K. 1995. *ACID PHOSPHATASE ACTIVITY IN Pisolithus arrhizus MYCELIUM TREATED WITH CADMIUM DUST*. *Mycorrhiza* 5:205-211.
- DIEDERICHS, C.; MANSKE, G.G.B. 1991. *THE ROLE OF MYCORRHIZAL FUNGI IN CROP NUTRITION IN THE WARMER REGIONS*. In: *A PROCEEDINGS OF THE INTERNATIONAL CONFERENCE WHEAT FOR THE NONTRADITIONAL WARM AREAS*. SAUNDERS, D.A. (Ed). UNDP. CIMMYT. 352-371.
- DRACUP, N.H. 1984. *EFFECT OF PHOSPHORUS DEFICIENCY ON PHOSPHATASE ACTIVITY OF CELL WALLS FROM ROOTS OF SUBTERRANEUM CLOVER*. *Journal of Experimental Botany*. 35:153(466-480).
- ETCHEVERS, J.D. 1985. *UN CUARTO DE SIGLO DE INVESTIGACIONES EN LOS SUELOS VOLCANICOS DE MEXICO*. Serie de Cuadernos de Edafología 1. CEDAF. CP. Montecillos, Edo. de Méx.
- EZAWA, T.; YOSHIDA, T. 1994. *ACID PHOSPHATASE SPECIFIC TO ARBUSCULAR MYCORRHIZAL INFECTION IN MARIGOLD AND POSIBLE ROLE IN SYMBIOSIS*. *Soil Sci. Plant Nutr.* 40(4):655-665.
- FERNANDEZ, D.S.; ASCENCIO, J. 1994. *ACID PHOSPHATASE ACTIVITY IN BEAN AND COWPEA PLANTS GROWN UNDER PHOSPHORUS STRESS*. *Journal of Plant Nutrition*. 17 (2-3):229-241.
- FITTER, A.H.; MERRYWEATHER, J.W. 1992. *WHY ARE SOME PLANT MORE MYCORRHIZAL THAN OTHERS? AN ECOLOGICAL ENQUIRY*. In: *MYCORRHIZAS IN ECOSYSTEMS*. READ, D.J. *et al.* (eds.) C·A·B INTERNATIONAL. Cambridge, United Kingdom. 26-36.
- GIANINAZZI, S.; GIANINAZZI-PEARSON, V.; DEXHEIMER, J. 1979. *ENZYMATIC STUDIES ON THE METABOLISM OF VESICULAR-ARBUSCULAR MYCORRHIZA. III. ULTRASTRUCTURAL LOCALIZATION OF ACID AND ALKALINE PHOSPHATASE IN ONION ROOTS INFECTED BY Glomus mosseae (Nicol. & Gerd)*. *New Phytol.* 82:127-132.

- GIOVANNETTI, M.; B, MOSSE. 1980. *AN EVALUATION OF TECHNIQUES FOR MEASURING VESICULAR ARBUSCULAR MYCORRHIZAL INFECTION IN ROOTS*. *New Phytol.* 84:489-500.
- GUERLOFF, G.C. 1976. *PLANT EFFICIENCY IN THE USE OF NITROGEN, PHOSPHORUS AND POTASSIUM*. In: *PLANT ADAPTATION TO MINERAL STRESS IN PROBLEM SOILS*. Proceedings of workshop at the national Agricultural Library (1976). Maryland. 115-120.
- HALL, I.R. 1977. *SPECIES AND MYCORRHIZAL INFECTION OF NEW ZEALAND ENDOGONACEAE*. *Trans. Br. Mycol. Soc.* 68:341-356.
- HAYMAN, D.S.; MOSSE, B. 1972. *PLANT GROWTH RESPONSES TO VESICULAR-ARBUSCULAR MYCORRHIZA. III. INCREASED UPTAKE OF LABILE P FROM SOIL*. *New Phytol.* 71:41-47
- HARLEY, J.L. 1989. *THE SIGNIFICANCE OF MYCORRHIZA*. *Mycol. Res.* 92:129-139.
- HEDLEY, M.J.; KIRK, G.J.D.; SANTOS, M.B. 1994. *PHOSPHORUS EFFICIENCY AND THE FORMS OF SOIL PHOSPHORUS UTILIZED BY UPLAND RICE CULTIVARS*. *Plant and Soil.* 158:53-62.
- HOWELWE, R.H.; ASHER, C.J.; EDWARDS, D.G. 1982. *ESTABLISHMENT OF AN AFFECTIVE MYCORRHIZAL ASSOCIATION ON CASSAVA IN FLOWING SOLUTION CULTURE AND ITS EFFECTS ON PHOSPHORUS NUTRITION*. *New Phytol.* 90:229-238.
- JAKOBSEN, I. 1992. *PHOSPHORUS TRANSPORT BY EXTERNAL HYPHAE OF VESICULAR-ARBUSCULAR MYCORRHIZAS*. In: *MYCORRHIZAS IN ECOSYSTEMS*. READ, D.J. *et al.* (eds.) C·A·B INTERNATIONAL. Cambridge, United Kingdom. 48-53.
- JUNGK, A.; SEELING, B.; GERKE, J. 1993. *MOBILIZATION OF DIFFERENT PHOSPHATE FRACTIONS IN THE RHIZOSPHERE*. *Plant and Soil.* 155/156:91-94.
- JUNK, A.; BARBER, S.A. 1974. *PHOSPHATE UPTAKE RATE OF CORN ROOTS EXPOSED TO PHOSPHATE*. *Agronomy Journal.* 66:554-557.



-KOIDE, T.R. 1991. *NUTRIENT SUPPLY, NUTRIENT DEMAND AND PLANT RESPONSE TO INFECTION MYCORRHIZAL*. *New Phytol.* 117:365-386.

-LAPEYRIE, F. 1988. *OXALATE SYNTHESIS FROM SOIL BICARBONATE BY THE MYCORRHIZAL FUNGUS Paxillus involutus*. *Plant and Soil.* 110:3-8.

-LEFEBVRE, D.D.; DUFF, S.M.G.; FIFE, C.A.; JULIEN INALSINGH, C.; PLAXTON, W.C. 1990. *RESPONSE TO PHOSPHATE DEPRIVATION IN Brassica nigra SUSPENSION CELL. ENHANCEMENT TO INCREASES IN Pi-ABSORPTION RATE*. *Plant Physiol.* 93:504-511.

-LINDSAY, L.; VLEK, G.P.; CHIEN, S.H. 1989. *PHOSPHATE MINERALS*. In: *MINERAL IN SOIL ENVIROMENTS*. SSSA (ed.) 2<sup>a</sup> ed. Book Series N°1. 1089-1090.

-MANSKE, G. 1994. *SCIENTIFIC BACKGROUND OF THE SPECIAL PROJECT PROPOSAL. UTILIZATION OF THE GENOTYPIC VARIABILITY OF MVA SYMBIOSIS AND ROOT LENGTH DENSITY IN A BREEDING PROGRAM FOR PHOSPHORUS EFFICIENT WHEAT CULTIVARS AT CIMMYT*. México, D.F. CIMMYT (Programa de Trigo). (Comunicación personal). 34.

-MANSKE, G. 1995. *UTILIZATION OF THE GENOTYPIC VARIABILITY OF VAM-SYMBIOSIS AND ROOT LENGTH DENSITY IN BREEDING PHOSPHORUS EFFICIENT WHEAT CULTIVARS AT CIMMYT*. México, D.F. CIMMYT (Programa de Trigo). (Comunicación personal).

-MANSKE, G.; VLEK, G. 1994. *THE PROSPECTS OF DEVELOPING NUTRIENT EFFICIENT VARITIES (NEV) FOR WHEAT BASED ON SYMBIOSIS WITH VA MYCORRHIZAL FUNGI*. In: *CROP TOLERANCE TO ABIOTIC STRESSES*. BEHL, R.K. (ed.). CCS Haryana Agricultural University. India. 177-188.

-MARSCHNER, H. 1991. *MECHANISMS OF ADAPTATION OF PLANTS TO ACID SOILS*. *Plant and Soil.* 134:1-20.

- MARSCHNER, H. 1992. *NUTRIENT DYNAMICS AT THE SOIL-ROOT INTERFACE (RHIZOSPHERE)*. In: *MYCORRHIZAS IN ECOSYSTEMS*. READ, D.J. et al. (eds.). C·A·B INTERNATIONAL. Cambridge, United Kingdom. 3-12.
- MARTIN, J.H.; LEONARD, W.H.; STAMP, D.L. 1976. *PRINCIPLES OF FIELD CROP PRODUCTION*. McMillan, New York. USA.
- MCLACHLAN, K.D. 1980a. *ACID PHOSPHATASE ACTIVITY OF INTACT ROOTS AND PHOSPHORUS NUTRITION IN PLANTS. I ASSAY CONDITIONS AND PHOSPHATASE ACTIVITY*. Aust. J. Agric. Res. 31:429-440.
- MCLACHLAN, K.D. 1980b. *ACID PHOSPHATASE ACTIVITY OF INTACT ROOTS AND PHOSPHORUS NUTRITION IN PLANTS. II VARIATIONS AMONG WHEAT ROOTS*. Aust. J. Agric. Res. 31:441-448.
- MCLAUGHLIN, M.J.; JAMES, T.R. 1991. *EFFECT OF PHOSPHORUS SUPPLY TO THE SURFACE ROOTS OF WHEAT ON ROOT EXTENSION AND RHIZOSPHERE CHEMISTRY IN AN ACIDIC SUBSOIL*. Plant and Soil. 134:73-82.
- MCLEAN, E.O.; LOGAN, T.J. 1970. *SOURCES OF PHOSPHORUS FOR PLANTS GROWN IN SOILS WITH DIFFERING PHOSPHORUS FIXATION TENDENCIES*. Soil Sci. Soc. Amer. Proc. 34:907-911.
- MOLINA, E.; BORNEMIZA, E.; SANCHO, F.; KASS, D.L. 1991. *SOIL ALUMINIUM AND IRON FRACTIONS AND THEIR RELATIONSHIPS OF COSTARICA Y PANAMA*. Commun. Soil Sci. Plant Anal. 22(13-14):1459-1476.
- MORTON, B.J.; BENNY, L.G. 1990. *REVISED CLASSIFICATION OF ARBUSCULAR MYCORRHIZAL FUNGI (ZYGOMICETES): A NEW ORDER, GLOMALES, TWO NEW SUBORDERS, GLOMINEAE AND GIGASPORINEAE, A TWO NEW FAMILIES, ACAULOSPORACEAE AND GIGASPORACEAE, WITH AN EMENDATION OF GLOMACEAE*. Mycotaxon. XXXVII:471-491.

- NISHIZAWA, N.; MORI, S. 1980. *VACUOLE FORMATION AS A RESULT OF INTRACELLULAR DIGESTION: ACID PHOSPHATASE LOCALIZATION AS ASSOCIATED WITH PLASMALEMMA-INVAGINATION AND VACUOLE FORMATION*. Soil Sci. Plant Nutr. 26(4):525-540.
- NUÑEZ, E.R. 1985. *EFFECTOS DE LA ACIDEZ DEL SUELO SOBRE LA PRODUCCION DE CULTIVOS Y SU CORRECCION MEDIANTE EL ENCALADO*. Serie de Cuadernos de Edafología 2. CEDAF. CP. Montecillos, Edo. de Méx.
- ORTIZ, S. 1990. *INTRODUCCION A LA LEYENDA DEL MAPA MUNDIAL DE SUELOS FAO-UNESCO*. Versión 1988. C.P. Chapingo, Méx.
- PARFITT, R.L. 1979. *THE AVAILABILITY OF P FROM PHOSPHATE GOETHITE BINDING COMPLEXES: DESORPTION AND UPTAKE OF RYEGRASS*. Plant and Soil. 53:55-65.
- PHILLIPS, J.M.; HAYMAN, D.S. 1970. *IMPROVED PROCEDURES FOR CLEARING ROOTS AND STAINING PARASITIC AND VESICULAR-ARBUSCULAR MYCORRHIZAL FUNGI FOR RAPID ASSESSMENT OF INFECTION*. Trans. Br. Mycol. Soc. 55:158-160.
- QUIÑONES, M.A. 1973. *TRITICALE: UN GENERO BOTANICO PRODUCIDO POR EL HOMBRE*. En: *MEJORAMIENTO E INVESTIGACION SOBRE TRITICALE EN EL CIMMYT*. ZILLINSKY, F.J. (Ed). Centro Internacional de Mejoramiento de Maíz y Trigo. México. 3-11.
- RADIN, W.J.; LYNCH, J. 1994. *NUTRITIONAL LIMITATIONS TO YIELD: ALTERNATIVES TO FERTILIZATION*. In: *PHYSIOLOGY AND DETERMINATION OF CROP YIELD*. BOOTE, et al.(ed.) ASA, CSSA, SSSA. Wisconsin, USA.
- RAJAPAKSE, S.; CREIGHTON, M. J. 1994. *METHODS FOR STUDYING VESICULAR-ARBUSCULAR MYCORRHIZAL ROOT COLONIZATION AND RELATED ROOT PHYSICAL PROPERTIES*. In: *TECHNIQUES FOR MYCORRHIZAL RESEARCH. METHODS IN MICROBIOLOGY*. NORRIS, J.R.; READ, D.; VERMA, A.K. (Eds.). Academic Press. San Diego, Ca. USA. 761-766

- RÖMHELD, V.; MARSCHNER, H. 1990. *GENOTYPICAL DIFERENCES AMONG GRAMINACEOUS SPECIES IN RELEASE OF PHYTOSIDEROPHORES AND UPTAKE OF IRON PHYTOSIDEROPHORES*. *Plant and Soil*. 123:147-153.
- RUBIO, R.; MORAGA, E.; BORIE, F. 1990. *ACID PHOSPHATASE ACTIVITY AND VESICULAR-ARBUSCULAR MYCORRHIZAL INFECTION ASSOCIATED WITH ROOTS OF FOUR WHEAT CULTIVARS*. *Journal of Plant Nutrition*. 13(5):585-598.
- RUIZ, I.G. 1994. *INVESTIGACION SOBRE LA POSIBILIDAD DE CAMBIAR LAS CARACTERISTICAS DE FOTOSINTESIS EN TRIGO (Triticum sp L.) PARA AUMENTAR LOS RENDIMIENTOS*. Tesis de Ingeniería. Instituto Tecnológico de Sonora. Cd. Obregón, Son. Méx. 1-6.
- RYAN, M.H.; CHILVERS, G.A.; DUMARESQ, D.C. 1994. *COLONISATION OF WHEAT BY VA-MYCORRHIZAL FUNGI WAS FOUND TO BE HIGHER ON A FARM MANAGED IN AN ORGANIC MANNER THAN ON A CONVENTIONAL NEIGHBOUR*. *Plant and Soil*. 160:33-40.
- SAINZ, M.J.; ARINES, J. 1988. *P ABSORBED FROM SOIL BY MYCORRHIZAL AND RED CLOVER PLANTS AS AFFECTED BY SOLUBLE P FERTILIZATION*. *Soil Biol. Biochem*. 20:61-67.
- SANDERS, F.E.; TINKER, B.P. 1973. *PHOSPHATE FLOW INTO MYCORRHIZAL ROOTS*. *Pestic. Sci*. 4:385-395.
- SANYAL, S.R.; DE DATTA, S.K. 1991. *CHEMISTRY OF PHOSPHORUS TRANSFORMATION IN SOIL*. *Advances in Soil Science*. 16:1-20.
- SARH, 1992. *1ª CONFERENCIA NACIONAL TRIGO '88*. *Memorias*. Cd. Obregón, Sonora, Méx. (Introducción).
- SCHWAB, M.S.; MENGE, A.J.; TINKER, P.B. 1991. *REGULATION OF NUTRIENT TRANSFER BETWEEN HOST AND FUNGUS IN VESICULAR-ARBUSCULAR MYCORRHIZAS*. *New Phytol*. 117:387-398.

ESTA TESIS NO DEBE  
SALIR DE LA BIBLIOTECA

- SHEN LU; BRAUNBERGER, P.G.; MILLER, M.H. 1994. *RESPONSE OF VESICULAR-ARBUSCULAR MYCORRHIZAS OF MAIZE TO VARIOS RATES OF P ADDITION TO DIFFERENT ROOTING ZONES*. *Plant and Soil*. 158:119-128.
- SHOJI, S.; DAHLGREN, P.; NANZYU, M. 1993. *VOLCANIC ASH SOILS. GENESIS, PROPERTIES AND UTILIZATION*. Elsevier Science Publishers B.V. Amsterdam, The Netherlands. P 34.
- SIEVERDING, E. 1991. *VESICULAR-ARBUSCULAR MYCORRHIZA MANAGEMENT IN TROPICAL AGROSYSTEMS*. Technical Cooperation. Eschborn. Federal Republic of Germany. 17-69.
- SMITH, S.E.; GIANINAZZI-PEARSON, V. 1988. *PHYSIOLOGICAL INTERACTIONS BETWEEN SYMBIONTS IN VESICULAR-ARBUSCULAR MYCORRHIZAL PLANTS*. *Annu. Rev. Plant Physiol. Plant Mol. Biol.* 39:221-244.
- STÖPPLER, H. 1991. *ROOTING PATTERNS, BIOMASS PRODUCTION, TILLERING AND YIELD FORMATION OF FOUR WINTER WHEAT CULTIVARS IN A LOW EXTERNAL INPUT SYSTEM*. *J. Agronomy and Crop Science*. 166:24-39.
- TABATABAI, A.M. 1982. *SOIL ENZIMES*. In: *METHODS OF SOIL ANALYSIS, PART 2. CHEMICAL AND MICROBIOLOGICAL PROPERTIES*. AGRONOMY MONOGRAPH N° 2<sup>a</sup> ED. ASA-SSSA.
- TADANO, K. 1993. *SECRETION OF ACID PHOSPHATASE BY THE ROOTS OF CROP PLANTS UNDER PHOSPHORUS-DEFICIENT PROPERTIES OF THE ENZYME SECRETED BY LUPIN ROOTS*. *Plant and Soil*. 155/156:95-98.
- TENNANT, D. 1976. *A TEST OF A MODIFIED LINE INTERSECT METHOD OF ESTIMATING ROOT LENGTH*. *Journal of Ecology*. 63:995-1001.
- TINKER, P.B.; DURALL, D.M.; JONES, M.D. 1994. *CARBON USE EFFICIENCY IN MYCORRHIZAS: THEORY AND SAMPLE CALCULATIONS*. *New Phytol.* 128:115-122.

- TISDALE, L.S. 1982. *SOIL FERTILITY AND FERTILIZERS*. Macmillan Publishing Company. 4th edition. New York. USA.
- TRAPPE, J.M. 1987. *PHYLOGENETIC AND ECOLOGIC ASPECTS OF MYCOTROPHY IN THE ANGIOSPERMS FROM AN EVOLUTIONARY STANDPOINT*. In: *ECOPHYSIOLOGY OF VA MYCORRHIZAL PLANTS*. Safir, G.R. (ed). CRC PRESS, Batan Rouge, Florida, USA. 5-25.
- VARUGHESE G.; BARKER, T.; SAARI, E. 1986. *TRITICALE*. CIMMYT. México. 2-4.
- WADA, K. 1985. *THE DISTINCTIVE PROPERTIES OF ANDOSOLS*. *Advances in Soil Science*. 2:174-229.
- WILD, A. 1986. *RUSSELL'S SOIL CONDITIONS AND PLANT GROWTH*. Longman Scientific & Technical. 11th edition. New York, USA.
- YOST, R.S.; FOX, R.L. 1979. *CONTRIBUTION OF MYCORRHIZAE TO P NUTRITION OF CROPS GROWING ON AN OXISOL*. *Agron. J.* 71:903-908.
- WOOLHOUSE, H.W. 1975. *MEMBRANE STRUCTURE AND TRANSPORT PROBLEMS CONSIDERED IN RELATION TO PHOSPHORUS AND CARBOHYDRATE AND THE REGULATION OF ENDOPHYTE MYCORRHIZAL ASSOCIATION*. In: *ENDOMYCORRHIZAS*. SANDERS, F.E.; MOSSE, B. AND TINKER, P.B. (Eds). Academic Press. London. 209-240

# APENDICE

## RESUMEN DEL ANALISIS DE VARIANZA

FUENTE DE VARIACION	PESO SECO DE TALLOS (PTS)	CONCENTRACION DE FOSFORO EN TALLOS (CONCP)	ACUMULACION DE FOSFORO EN TALLOS (ACUMP)	EFICIENCIA EN OBTENCION DE FOSFORO (E)
CONDICION DE SUELO (ESTERIL Y NO ESTERIL)	**	**	**	n.s.
DOSIS DE FOSFORO	**	**	**	n.s.
ESPECIE (TRIGO O TRITICALE)	**	n.s.	**	*
GENOTIPO	**	n.s.	*	*
DOSIS DE FOSFORO*CULTIVO	*	n.s.	n.s.	n.s.
DOSIS DE FOSFORO*GENOTIPO	n.s.	*	n.s.	n.s.
CONDICION DE SUELO* DOSIS DE FOSFORO	*	**	n.s.	*
CONDICION DE SUELO* ESPECIE	*	**	**	*
CONDICION DE SUELO* GENOTIPO	*	*	**	**
CONDICION DE SUELO* DOSIS DE FOSFORO* ESPECIE	n.s.	n.s.	n.s.	*
CONDICION DE SUELO* DOSIS DE FOSFORO* GENOTIPO	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.
% C.V.	22.60	13.95	23.80	35.47

\*\*  $\alpha=0.01$ \*  $\alpha=0.05$ 

n.s. = No significativo



FUENTE DE VARIACION	EFICIENCIA EN USO DE FOSFORO (IE)	PESO FRESCO DE RAICES (PRF)	LONGITD RADICULAR (LR)
CONDICION DE SUELO (ESTERIL Y NO ESTERIL)	**	**	**
DOSIS DE FOSFORO	**	**	**
ESPECIE (TRIGO O TRITICALE)	**	n.s.	n.s.
GENOTIPO	**	n.s.	n.s.
DOSIS DE FOSFORO*CULTIVO	*	n.s.	n.s.
DOSIS DE FOSFORO*GENOTIPO	*	n.s.	n.s.
CONDICION DE SUELO* DOSIS DE FOSFORO	**	*	*
CONDICION DE SUELO* ESPECIE	n.s.	n.s.	n.s.
CONDICION DE SUELO* GENOTIPO	*	n.s.	*
CONDICION DE SUELO* DOSIS DE FOSFORO* ESPECIE	n.s.	n.s.	n.s.
CONDICION DE SUELO* DOSIS DE FOSFORO* GENOTIPO	n.s.	*	n.s.
% C.V.	28.13	32.92	32.06

\*\*  $\alpha=0.01$ \*  $\alpha=0.05$ 

n.s. = No significativo

FUENTE DE VARIACION	RADIO RADICULAR (RR)	ACTIVIDAD FOSFATASICA RADICAL (AF)	% INFECCION MICORRIZICA (PI)	LONGITUD RADICULAR INFECTADA (LRI)
CONDICION DE SUELO (ESTERIL Y NO ESTERIL)	<b>n.s.</b>	<b>**</b>	<b>**</b>	<b>**</b>
DOSIS DE FOSFORO	<b>**</b>	<b>*</b>	<b>**</b>	<b>**</b>
ESPECIE (TRIGO O TRITICALE)	<b>n.s.</b>	<b>n.s.</b>	<b>**</b>	<b>*</b>
GENOTIPO	<b>*</b>	<b>**</b>	<b>*</b>	<b>*</b>
DOSIS DE FOSFORO*CULTIVO	<b>n.s.</b>	<b>*</b>	<b>*</b>	<b>n.s.</b>
DOSIS DE FOSFORO*GENOTIPO	<b>*</b>	<b>n.s.</b>	<b>n.s.</b>	<b>n.s.</b>
CONDICION DE SUELO* DOSIS DE FOSFORO	<b>n.s.</b>	<b>n.s.</b>	<b>n.s.</b>	<b>*</b>
CONDICION DE SUELO* ESPECIE	<b>*</b>	<b>n.s.</b>	<b>*</b>	<b>n.s.</b>
CONDICION DE SUELO* GENOTIPO	<b>n.s.</b>	<b>n.s.</b>	<b>*</b>	<b>n.s.</b>
CONDICION DE SUELO* DOSIS DE FOSFORO* ESPECIE	<b>**</b>	<b>n.s.</b>	<b>n.s.</b>	<b>*</b>
CONDICION DE SUELO* DOSIS DE FOSFORO* GENOTIPO	<b>n.s.</b>	<b>n.s.</b>	<b>*</b>	<b>n.s.</b>
% C.V.	<b>6.81</b>	<b>27.84</b>	<b>23.94</b>	<b>43.69</b>

**\*\*  $\alpha=0.01$** **\*  $\alpha=0.05$** **n.s. = No significativo**